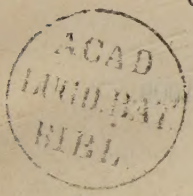
Aus dem Botanischen Garten der Universität Breslau.

Der anatomische Bau gamo- und karpotropisch beweglicher Blütenstiele.

Inaugural-Dissertation

veröffentlicht

mit Genehmigung der Hohen philosophischen Fakultät
der Königl. Universität Breslau



von

Friedrich Pladeck

Donnerstag, den 29. Juli 1909, vormittags 11¼ Uhr
im Musiksaal der Universität

Vortrag:

„Die historische Entwickelung der Mykologie"

und Promotion.

Breslau 1909.
Druck von Wilh. Gottl. Korn

Gedruckt mit Genehmigung der Hohen philosophischen Fakultät der Königl. Universität Breslau.

Referent: Professor Dr. *Pax*.

Tag der mündlichen Prüfung: 21. Juli 1909.

Meinen Brüdern

gewidmet

Der Begriff der gamo- und karpotropischen Bewegungen wurde von Hansgirg[1]) aufgestellt. Unter gamotropischen Bewegungen versteht er einmalige Krümmungen der Blütenstiele, „welche lediglich den Zweck haben, die Blüten in eine solche Lage zu bringen, in der sie den sie besuchenden Insekten usw. von weitem sichtbar sind und in welcher die Bestäubung insbesondere die Fremdbestäubung erleichtert wird." Karpotropische Bewegungen sind solche, durch welche „die reifende Frucht in eine ihrer Entwickelung günstige Lage gebracht oder, wenn die Krümmung der Fruchtstiele erst zur Samenreife erfolgt, die Aussaat der Samen und die Verbreitung der reifen Frucht erleichtert wird." Nach diesen Definitionen sind die gamo- und karpotropischen Bewegungen von anderen Bewegungserscheinungen der Blüten - und Fruchtstiele (periodischen oder nyktitropischen,[2]) hygrochastischen,[3]) Orientierungstorsionen[4]) scharf unterschieden.

---

[1]) Hansgirg, Physiologische und phycophytologische Untersuchungen. Prag (1893). p. 92.

[2]) Hansgirg, l. c. p. 86.

[3]) Ascherson, Hygrochasie und zwei neue Fälle dieser Erscheinung. Ber. deutsch. bot. Ges. X. p. 94.

[4]) Noll, Über die normale Stellung zygomorpher Blüten und ihre Orientierungsbewegungen zur Erreichung derselben. Arbeit. Bot. Inst. Würzburg III. (1885). p. 189.

Vereinzelte Beobachtungen gamo- und karpotropischer Krümmungen werden von Darwin[1]), Frank[2]), Wiesner[3]), Kerner[4]), Noll[5]), Prentiss[6]) und zahlreichen anderen Autoren angeführt. Sehr umfassende systematisch durchgeführte Untersuchungen, die sich auf einheimische und exotische Pflanzen erstreckten, sind von Hansgirg[7]) angestellt worden, der sein außerordentlich reiches Beobachtungsmaterial nach 7, später 8 Typen gruppierte. Der Zusammenhang der Bewegungserscheinungen mit den Entwickelungsvorgängen der Blüte, speziell des Fruchtknotens wurde zuerst von Vöchting[8]) an Papaver Rhoeas u. a. experimentell nachgewiesen. Auch Hansgirg[9]) stellte fest, daß nach rechtzeitiger Exstirpation des Fruchtknotens die karpotropische Krümmung „nicht mehr normal erfolgt," und schließt daraus auf einen „vom Fruchtknoten ausgehenden Impuls".

Das Zustandekommen der gamo- und karpotropischen Richtungsänderungen hat man in sehr verschiedener Weise zu deuten versucht. Nach Sachs[10]) beruht das Nicken vieler Blüten darauf, daß der weiche, spannungslose Blütenstiel durch das Gewicht der Blüte abwärts gebogen wird. Die karpotropische Aufrichtung soll durch Gewebespannungs- und Wachstumsunterschiede zustande kommen. Hof-

---

[1]) Darwin, The power of movement in plants. Übers. v. J. V. Carus, Das Bewegungsvermögen der Pflanzen. Stuttgart (1899). p. 189, 233, 369, 433.

[2]) Frank, Beitr. zur Pflanzenphysiologie. (1868). p. 53.

[3]) Wiesner, im Sitzungsbericht Akademie Wiss. Wien, CXI (1902). p. 747.

[4]) Kerner, Pflanzenleben. 2. Aufl. II. (1898). p. 107, 201, 402.

[5]) Noll, l. c. p. 191.

[6]) Prentiss, in Bull. Torr. Bot. Club. Vol. VII.—IX (1880—82).

[7]) Hansgirg, Physiolog. Unters. (1893); Neue Unters. über den Gamo- und Karpotropismus. Sitzungsbericht. böhm. Gesellsch. Wiss. (1896) II; Pflanzenbiol. Unters. Wien (1904).

[8]) Vöchting, Bewegungen der Blüten und Früchte. Bonn (1882). p. 108.

[9]) Hansgirg, Physiolog. Unters. p. 106.

[10]) Sachs, Handbuch der Experimentalphysiologie der Pflanzen. (1865). p. 93, 513.

meister[1]) führt das Überhängen von Blütenstielen und Inflorescenzaxen auf eine Anhäufung organischer Substanz und dementsprechend gesteigertes Wachstum in der oberen Längshälfte zurück. Frank[2]) betont die aktive Natur der Abwärtskrümmung, die ebenso wie die Aufrichtung auf einem durch Geotropismus veranlaßten ungleichseitigen Längenwachstum beruhe; nur in einzelnen Fällen handele es sich um einen bloßen physikalischen Vorgang (l. c. p. 63). De Vries[3]) stellte fest, daß nickende Blütenstiele sich nach Entfernung der Blüte aufrichten und schließt daraus, daß das Herabhängen lediglich durch das Gewicht der Blüte hervorgerufen werde; indes soll die Biegung später durch Wachstumsvorgänge fixiert werden (l. c. p. 521). Nach Darwin[4]) handelt es sich durchweg um aktive Bewegungserscheinungen, die auf positivem und negativem Geo- und Heliotropismus und auf Epi- und Hyponastie beruhen; die Krümmungen sind nach Darwin als modifizierte Circumnutationen anzusehen. Wiesner[5]) führt das Nicken vieler Blüten darauf zurück, daß der untere negetativ geotropische und positiv heliotropische Teil des Blütenstiels sich nach der Lichtseite hinwendet, wobei dann der obere, noch spannungslose Teil nach dieser Seite überhängen muß; wird dann auch das obere Ende negativ geotropisch und positiv heliotropisch, so richtet es sich auf. Nach Vöchting[6]) resultiert die jeweilige Lage des Blütenstiels aus 2 Komponenten, aus äußeren Ursachen (Geotropismus, Heliotropismus, selten Belastungswirkung) und Rectipetalität, d. h. einer auf inneren, noch unbe-

---

[1]) Hofmeister, Allgemeine Morphologie der Gewächse. (1868). p. 601.

[2]) Frank l. c.

[3]) De Vries, Über einige Ursachen der Richtung bilateral-symmetrischer Pflanzenteile. Arb. bot. Inst. Würzburg I. (1874). p. 228/29, 521.

[4]) Darwin l. c. p. 189, 233, 369, 433.

[5]) Wiesner, Die heliotropischen Erscheinungen im Pflanzenreiche. II. Teil. Denkschr. Akad. Wiss. Wien, XLIII (1882). p. 62. und Bewegungsvermögen der Pflanzen (1881). p. 46.

[6]) Vöchting l. c.

kannten Ursachen, beruhenden Tendenz, gradlinig fortzuwachsen. Ähnlich ist die Ansicht Hansgirgs[1]), der annimmt, daß die gamo- und karpotropischen Lageänderungen durch eine Kombination von paratonischen und autonomen Bewegungsprozessen zustandekommen, wobei die letzteren die Hauptrolle spielen und im übrigen bald die eine, bald die andere Krümmungsursache dominieren kann. Diesen Anschauungen gegenüber hält Wiesner[2]) daran fest, daß die hängende Lage vieler Blüten zunächst lediglich ein Belastungsphänomen darstellt, jedoch später durch Wachstumserscheinungen fixiert und verstärkt wird; es liege demnach eine „vitale Lastkrümmung" vor. Die Rectipetalität Vöchtings ist nach Wiesner (speziell bei Papaver) ein Zusammenwirken von „erworbener Epinastie und negativem Geotropismus." Czapek[3]) hält das Nicken der Blüten für eine durch den „formativen" Einfluß der Schwerkraft hervorgerufene Nutation, eine sogenannte „Geo-Nutation".

Wie aus dem Vorstehenden erhellt, ist die Erscheinung der gamo- und karpotropischen Blütenstielbewegungen bisher ausschließlich in ökologischer und physiologischer Beziehung untersucht worden; die vorliegende Arbeit macht es sich zur Aufgabe, auf die anatomische Seite der Frage einzugehen. Wesentlich ist hierbei die Feststellung der Lage und Beschaffenheit der Krümmungszone und die Untersuchung der im Zusammenhange mit den Bewegungsvorgängen erfolgenden inneren Veränderungen der Blütenstiele.

Es möge zunächst eine Übersicht der untersuchten Pflanzen nach den von Hansgirg aufgestellten Typen der gamo- und karpotropischen Blütenstielbewegungen vorangestellt werden.

---

[1]) Hansgirg, Physiologische Untersuchungen, p. 95 und 111.

[2]) Wiesner, Studien über den Einfluß der Schwerkraft usw. Sitzungsbericht. Akad. Wiss. Wien, CXI, I. (1902). p. 743.

[3]) Czapek, Geotropismus und Pflanzenform, Wiesner-Festschrift (1908), p. 92. cit. nach Ref. in bot. Centralbl. (1908) II p. 375.

Oxalis-Typus: Die Blüten richten sich kurz vor der Entfaltung aufwärts, nach der Befruchtung abwärts und zuletzt meist wieder aufwärts. Geranium Wlassovianum phaeum, pratense, Erodium moschatum, Oxalis stricta, Holosteum umbellatum, Malachium aquaticum, Cerastium triviale.

Primula-Typus: Die Blütenstiele doldiger Inflorescenzen bewegen sich während der Blütenentfaltung auseinander, um sich nach der Befruchtung in der Regel wieder konzentrisch zusammenzuneigen. Chelidonium maius, Daucus Carota, Torilis Anthriscus, Allium ursinum.

Veronica-Typus: Die Blütenstiele traubiger Inflorescenzen entfernen sich kurz vor dem Aufblühen vom Stengel, nach der Befruchtung nähern sie sich der Spindel meist wieder, sodaß die Frucht an den Stengel angepreßt wird. Cheiranthus Cheiri, Thlaspi arvense, Teesdalea nudicaulis, Silene dichotoma, Epilobium hirsutum, Circaea lutetiana.

Aloe-Typus: Die zuerst aufrechten Blütenstiele krümmen sich bei der Entfaltung der Blüte nach außen und unten, um sich nach der Befruchtung wieder aufzurichten und dem Stengel zu nähern. Digitalis ambigua, Epilobium angustifolium, Muscari comosum.

Fragaria-Typus: Die entfalteten Blüten stehen aufrecht; nach der Befruchtung erfolgt eine Abwärtskrümmung. Nicandra physaloides, Triumfetta semitriloba.

Aquilegia-Typus: Der Blütenstiel ist überhängend, der Fruchtstiel steif aufrecht. Aconitum variegatum, Lycoctonum, Delphinium Consolida, Aquilegia vulgaris, Silene inflata, nutans, Lilium Martagon.

Außerdem führt Hansgirg[1]) noch einen Coronilla- und einen Avena-Typus an; Vertreter dieser beiden Typen wurden nicht untersucht. Ferner ist zu bemerken, daß die lediglich gamotropischen Bewegungen von Papaver Rhoeas sich in die von Hansgirg aufgestellten Typen nicht

---

[1]) Hansgirg, Neue Untersuchungen über den Gamo- und Karpotropismus. p. 36.

einreihen lassen. Bei der Anordnung der untersuchten Pflanzen im speziellen Teil waren außer der Form der Blütenstielbewegung auch verwandtschaftliche Beziehungen und anatomische Übereinstimmungen der Pflanzen maßgebend.

Spezielle Untersuchungen.

Aconitum variegatum.

Aquilegia-Typus: Oberer Teil des Blütenstiels wagerecht oder schwach überhängend, zur Fruchtzeit aufrecht.

a. Blütenstiel zur Blütezeit.

Der obere, wagerechte oder überhängende Teil des Blütenstieles wird nach der Blüte zu dicker. Er zeigt schon äußerlich einen ausgeprägt dorsiventralen Bau; der untere aufrechte Teil ist radiär gebaut und wesentlich schmäler. Zuweilen zeigt der Blütenstiel eigentümliche Torsionen, die vermutlich von Orientierungsbewegungen zur Einstellung in die günstigste Lichtlage herrühren.[1])

Oberer Teil. Der Querschnitt ist etwa fünfeckig; bei normaler Lage ist eine Kante median nach vorn gerichtet. Der Durchmesser ist in der Transversale erheblich größer als in der Mediane, während der Zentralzylinder im Querschnitt annähernd kreisförmig verläuft; daraus ergibt sich, daß die Rinde an den Flanken am mächtigsten entwickelt ist. Die Ober- und Unterseite zeigen eine gleiche Mächtigkeit der Rinde; demnach bildet der vorliegende Fall eine bemerkenswerte Ausnahme zu der Regel, daß dorsiventrale Blütenstiele durch größere Dicke der Rinde auf der Unterseite ausgezeichnet sind.[2]) Die äußeren Rinden-

[1]) Noll, Über die normale Stellung zygomorpher Blüten und ihre Orientierungsbewegungen zur Erreichung derselben. Arb. Botan. Inst. Würzburg. III. Heft 2. (1885). p. 204.

[2]) Ricome, Recherches expérimentales sur la symétrie des rameaux floraux. Ann. des sc. nat. VIII. Bot. VII (1898). p. 382. Keller, Über den Einfluß von Belastung und Lage auf die Ausbildung des Gewebes in Fruchtstielen. Inaug. Diss. Kiel (1904). p. 10.

schichten sind chlorophyllhaltig und weniger locker als die inneren Schichten. Nahezu alle Rindenzellen enthalten Stärkekörner, die äußeren jedoch nur spärlich, während die innersten durch einen außerordentlich hohen Stärkegehalt ausgezeichnet sind und eine mehrschichtige kontinuierliche Stärkescheide bilden. Auffallend ist die Tatsache, daß der dorsiventrale Bau des Blütenstiels auch in dem Verhalten der Stärkescheide zum Ausdruck kommt. Auf der Oberseite besteht sie aus 5—6, auf der Unterseite aus 1—2 Schichten; an den Flanken wird sie von oben nach unten kontinuierlich schmäler. Diese eigentümliche Erscheinung wurde in allen untersuchten Fällen ausnahmslos wiedergefunden; sie ist also konstant. Die Stärkekörner liegen in der Stärkescheide wie in dem gleichfalls außerordentlich stärkereichen Mark meist der vorderen Zellwand in sichelförmigen Ballen an. Da diese Wand bei der wagerechten oder schwach geneigten Lage dieses Teiles des Blütenstiels die physikalisch untere Wand darstellt, so ist diese Tatsache vermutlich im Sinne der Statolithentheorie zu deuten.[1]) Innen an die Stärkescheide grenzt der Zentralzylinder, der aus etwa 10 und mehr Gefäßbündeln besteht. Die Gefäßbündel der Oberseite sind im allgemeinen größer als die der Unterseite; dasselbe gilt von den ihnen vorgelagerten Bastsicheln. Auch in der Entwickelung der Bastfasern macht sich der dorsiventrale Bau des Blütenstiels bemerkbar. Auf der Oberseite sind die Bastfasern bereits merklich an den Ecken verdickt, auf der Unterseite noch ganz zartwandig. Seitlich und innen werden die Gefäßbündel von dünnwandigen Zellen umsäumt. Die Markstrahlen sind etwa 1—3 Zellen breit und enthalten Stärke. Die Zellen des Markes sind sehr locker und mit großen Ballen von Stärkekörnern erfüllt.

Nach unten wird der Durchmesser des gesamten Blütenstiels und im gleichen Maße der des Zentralzylinders immer kleiner, sodaß also das Dickenverhältnis von Rinde

[1]) Haberlandt, Physiologische Pflanzenanatomie. 3. Aufl. (1904). p. 523.

und Zentralzylinder annähernd dasselbe bleibt. Die Unterschiede der Ober- und Unterseite inbezug auf die Entwickelung des mechanischen Systems treten zunächst immer schärfer hervor. Etwa an der Biegungsstelle beobachtet man, daß die Bastfasern der Oberseite allseitig verdickt und verholzt, die der Unterseite noch ganz dünnwandig oder schwach an den Ecken verdickt und nicht verholzt sind. Auch diese eigentümliche Erscheinung, daß die Unterseite im mechanischen Ausbau hinter der Oberseite zurückbleibt, tritt ganz konstant und ausnahmslos auf. Man kann diese Tatsache vielleicht so deuten, daß die Unterseite noch in der Phase der Streckung verharrt, wenn die Oberseite bereits in die Periode des inneren Ausbaues eingetreten ist, und darin den Mechanismus der karpotropischen Aufwärtskrümmung sehen.

Unterer Teil: Der untere Teil des Blütenstiels zeigt einen typisch radiären Bau. Die Dicke der Rinde und die Breite der Stärkescheide sind ringsum gleichmäßig. Der Stärkegehalt erscheint etwas verringert. Auch zeigen die Stärkekörner im Querschnittsbilde nicht jene eigentümliche Lage wie im oberen Teile, was sich aus der aufrechten Orientierung des unteren Teiles erklärt. Die Zahl der Rindenschichten beträgt hier etwa 7—9, während sie sich im oberen Teil auf 10—13 beläuft; auch ist der Durchmesser der einzelnen Rindenzelle hier merklich kleiner. Die Gefäßbündel und die ihnen vorgelagerten Bastsicheln sind ebenfalls allenthalben gleichmäßig ausgebildet. Außer den Bastfasern sind auch die ihnen seitlich und außen anliegenden Rindenzellen stark verdickt und verholzt, sodaß ein geschlossener Festigungsring zustandekommt, der dem Typus des gemischten Sklerenchymringes angehört. Es ergibt sich hieraus, daß der untere Teil des Blütenstiels schon völlig „erstarrt“ ist, wenn der obere noch streckungsfähig erscheint.

b. Junger Fruchtstiel.

Auch der obere verdickte Teil ist schräg aufwärts gerichtet, die karpotropische Bewegung aber noch nicht

beendet. Im obersten Teil beginnen die Bastfasern zu verholzen, hierbei zeigt sich wieder ausnahmslos, daß die Bastfasern der Unterseite noch gänzlich unverdickt oder höchstens collenchymatisch ausgebildet sind, wenn die der Oberseite schon sklerenchymatisch verdickt sind und intensive Holzreaktionen ergeben. Die Querzone des größten Unterschiedes von Ober- und Unterseite erscheint also nach der Frucht zu verschoben, was offenbar damit zusammenhängt, daß der apicale Teil des Blütenstiels am spätesten die definitive, aufrechte Lage erreicht. Weiter unten gleichen sich diese Verschiedenheiten vollständig aus, so daß die Bastfasern überall die gleiche Entwickelungsstufe aufweisen. Etwas später als die Bastfasern verholzen die Sklereiden und zugleich die allerdings nur schwach ausgeprägten mechanischen Scheiden der Gefäßbündel. Im untersten Teile des Fruchtstiels sind sämtliche Rindenzellen mit Ausnahme der 4—5 peripheren chlorophyllhaltigen Parenchymlagen in stark verdickte Sklereiden umgewandelt. Zugleich ist die Aussteifung der Bastfasern hier beendet.

Im Verlaufe der weiteren Entwickelung des Fruchtstiels schreitet die Ausbildung des mechanischen Systems in akropetaler Richtung fort, sodaß etwa zur Zeit der Fruchtreife auch das obere Ende einen stark ausgebildeten und verholzten Sklerenchymring aufweist.

Aconitum Lycoctonum.

Aconitum Lycoctonum verhält sich in allen wesentlichen Punkten genau wie A. variegatum; insbesondere zeigen die Stärkescheide und die Bastbündel dieselben eigentümlichen Erscheinungen. Bemerkenswert ist, daß im oberen, dorsiventralen Teil des Blütenstiels die Rinde auf der Unterseite merklich mächtiger ist als auf der Oberseite und zwar weniger nach der Zahl als nach der Größe der Rindenzellen. Damit ist ein neuer Beleg für die oben erwähnte Beobachtung Ricomes[1]) gegeben.

[1]) l. c. p. 382.

Delphinium Consolida.

Aquilegia-Typus. Die karpotropische Bewegung ist nur gering. Der obere, zur Blütezeit etwa wagerechte Teil des Blütenstieles steht zur Fruchtzeit aufrecht. Zuweilen beobachtet man ähnliche Torsionen des Blütenstiels wie bei Aconitum.

a. Blütenstiel zur Blütezeit.

Der obere Teil ist schwach dorsiventral, der untere ausgeprägt radiär gebaut.

Oberer Teil. Unter der Epidermis, die mit sehr kräftiger Außen- und Innenwand versehen ist, liegen mehrere Schichten von kleinen, chlorophyllhaltigen Rindenzellen, die zum Teil durch große Intercellularen von einander getrennt sind. Darauf folgen weitere Rindenschichten, die sich von den erstgenannten durch größeren Umfang der Zellen, kleine oder gänzlich fehlende Intercellularen und hohen Stärkegehalt unterscheiden; sie bilden eine kontinuierliche Stärkescheide. In der Beschaffenheit der Rinde macht sich ein erheblicher Unterschied zwischen der Ober- und Unterseite geltend. Auf der Oberseite des Blütenstieles ist die Stärkescheide etwa 3—4 Zelllagen breit, auf der Unterseite nur etwa 1—2; auch sind die der Stärkescheide angehörenden Zellen auf der Oberseite erheblich größer als auf der Unterseite. Umgekehrt verhält sich das periphere, chlorophyllhaltige Rindenparenchym, das auf der Oberseite weniger mächtig ist, als auf der Unterseite. Daher ist die Gesamtdicke der Rinde auf beiden Seiten annähernd gleich und es liegt demnach hier der eigentümliche Fall vor, daß sich die Dorsiventralität im anatomischen Bau viel stärker ausprägt als in der äußeren Form. Innen an die Stärkescheide grenzt der Zentralzylinder, der aus Gefäßbündeln mit vorgelagerten Bastsicheln besteht. Die Bastfasern sind noch in jugendlichem Stadium und ähnlich wie bei Aconitum auf der Oberseite schon etwas weiter entwickelt als auf der Unterseite; doch sind die Unterschiede nie so groß wie bei Aconitum, höchstens beobachtet man, daß die Bastfasern auf der

Oberseite schon allseitig verdickt, aber noch nicht verholzt sind, während die der Unterseite gänzlich unverdickte oder collenchymatisch ausgesteifte Membranen aufweisen. Die Gefäßbündel sind von dünnen Scheiden aus zartwandigen Libriform- bezw. Bastfasern ringsum eingeschlossen. Die Markstrahlen und das Mark enthalten Stärke.

Der untere Teil ist radiär gebaut. Das prägt sich auch anatomisch in der allseitig gleichmäßigen Beschaffenheit der äußeren chlorophyllhaltigen Rindenschichten und der Stärkescheide aus. Ebenso sind die Bastbündel auf allen Seiten gleich ausgebildet, und zwar stark verdickt und verholzt. Etwas später verholzen die an die Bastbündel angrenzenden Rindenzellen, sodaß auch hier ein gemischter kontinuierlicher Sklerenchymring zustandekommt. Aus der anatomischen Struktur läßt sich hier wie bei Aconitum schließen, daß der untere Teil seine Streckungsfähigkeit schon verloren hat, wenn der obere infolge embryonaler Beschaffenheit des Sklerenchymringes noch wachstums- und krümmungsfähig ist.

b. Junger Fruchtstiel.

Der Ausbau der mechanischen Gewebe ist im obersten Teile noch nicht beendet; die Bastfasern und die innersten Rindenzellen sind zwar bereits verholzt, aber noch lebend. Der Stärkegehalt ist nicht merklich geringer als im Blütenstiel. Im unteren Teil ist die Verdickung der Bastfasern und Sklereiden weit stärker; zudem verholzen in zentripetaler Folge auch die Markstrahlen und das Mark, sodaß die Gefäßbündel rings von verholztem Gewebe umschlossen sind. Die mechanischen Scheiden, die das Xylem und Phloem rings umgeben, sind auch in den spätesten Entwickelungsstadien ziemlich dünnwandig und haben wohl nur eine geringe mechanische Bedeutung. Der Stärkegehalt ist hier beträchtlich vermindert, jedoch im Mark und in den Markstrahlen weniger als in der Stärkescheide. Zuweilen finden sich vereinzelte Stärkekörner auch in Zellen, die bereits Holzreaktionen aufweisen.

Nebenbei sei hier auch eine eigentümliche Erscheinung am Blütenboden von Delphinium Consolida erwähnt. Die Epidermiszellen desselben sind in radialer Richtung stark verlängert und schlauchförmig gestreckt, am Ende meist keulenförmig angeschwollen. Man erhält den Eindruck, daß die Epidermiszellen in hohem Grade als Wasserspeicher dienen und darum stark turgescent sind. Im wesentlichen ganz dieselbe Erscheinung zeigt der Blütenboden von Aquilegia vulgaris (S. 15).

Aquilegia vulgaris.

Aquilegia-Typus. Blüten überhängend, Fruchtstiele aufrecht.

a. Blütenstiel zur Blütezeit.

Oberster Teil. Die mit eigentümlichen flaschenförmigen Haargebilden versehene Epidermis weist äußerst kräftig ausgebildete Außen- und Innenwände auf. Die äußerste Rindenlage ist collenchymatisch und lückenlos, die inneren Rindenschichten sind parenchymatisch und zeigen ein sehr lockeres Gefüge. Die Gefäßbündel (meist 8) sind außen mit einer Bastsichel versehen und seitlich und innen von einer schmalen ein- bis zweischichtigen mechanischen Scheide umzogen. Sämtliche außerhalb und innerhalb der Gefäßbündel liegenden mechanischen Zellen sind noch dünnwandig und lebend. Die Stärkescheide zeigt einen eigentümlichen sternförmigen oder welligen Verlauf; sie umgibt die Gefäßbündel auf der Außenseite und springt in den Markstrahlen weit nach innen vor. Auch das Mark, besonders der periphere, den Xylemen anliegende Teil ist stärkereich. Infolge der großen Mächtigkeit der Rinde (etwa 10—12 Schichten) zeigt der Gefäßbündelzylinder eine ausgesprochen zentrale Lage.

Mittlerer Teil. Etwas weiter unterhalb, dicht bei der Biegungsstelle, ist der Durchmesser des Blütenstiels merklich kleiner; das beruht vor allem auf einer geringeren Mächtigkeit der Rinde, die hier 6—8 Zellagen umfaßt, gegen 10—12 im obersten Teile. Der Zentralzylinder hingegen zeigt ungefähr denselben Durchmesser.

Unterer Teil. Der nach oben gerichtete Schenkel des Blütenstiels zeigt eine weitere Reduktion der Rinde; die Zahl der Rindenschichten beträgt hier nur etwa 3—4. Auch sind die Zellen kleiner und durch minder große Interzellularen getrennt. Auf diese Weise erhält der Zentralzylinder hier eine ausgeprägt periphere Lage, wie sie zur Herstellung einer biegungsfesten Konstruktion erforderlich ist. Der Stärkegehalt ist nicht wesentlich geringer als im oberen Teile. Die Stärkescheide zeigt aber hier nicht einen so ausgeprägt sternförmigen Verlauf wie dort. Das hängt damit zusammen, daß der Durchmesser des Zentralzylinders hier erheblich größer ist, die Gefäßbündel mithin weniger dicht beisammen liegen und die Markstrahlen etwa um das Doppelte breiter sind als in dem terminalen Teile des Blütenstiels. Die Bastsicheln sind im unteren Teile des Blütenstiels meist schon verholzt, an der Basis auch die interfascicularen mechanischen Elemente des Sklerenchymringes.

Die erwähnten Unterschiede im Bau der verschiedenen Regionen des Blütenstiels ergeben sich aus den nachstehenden Zahlen:

	Gesamtdurchm.	Zentralzylinder	Zahl der Rindenschichten
Oberster Teil	1,60 mm	0,75 mm	10—12
Biegungsstelle	1,18 mm	0,72 mm	6—8
Unterster Teil	1,10 mm	1,01 mm	3—4

Es zeigt sich also eine kontinuierliche Abnahme der Rindendicke, die auf einer Verminderung der Zahl und Größe der Rindenzellen beruht. Das müßte für sich allein zu einer basalen Verschmälerung des Blütenstiels führen; eine solche tritt jedoch nur bis zu einem gewissen Punkte

ein, da im unteren, aufrechten Teil des Blütenstiels der Zentralzylinder und mit ihm der gesamte Blütenstiel wieder an Umfang zunimmt. Diese Tatsachen bringen es mit sich, daß das Querschnittsbild des obersten Teiles ein wesentlich anderes ist als das des aufrechten Schenkels. Im oberen Teile ist die Rinde nach Zahl und Größe der Zellen mächtig entfaltet, die Gefäßbündel stehen dicht bei einander, das Mark und die Markstrahlen erscheinen stark eingeengt; im unteren Teil dagegen ist die Rinde auffallend schmal, die Gefäßbündel sind weit an die Peripherie gerückt, das Mark und die Markstrahlen ausgedehnt. Man kann daraus schließen, daß der obere überhängende Teil des Blütenstieles, oder wenigstens die Spitze desselben, vor allem zugfest gebaut ist, was sich als Anpassung an die von der schweren Blüte ausgeübte Zugwirkung deuten läßt, während der untere aufrechte Teil eine ausgeprägt biegungsfeste Konstruktion aufweist. Außerdem kann aber der anatomischen Struktur des überhängenden Teiles vielleicht noch eine weitere physiologische Bedeutung zukommen, nämlich die einer zweckmäßigen Einrichtung zur Erleichterung der karpotropischen Aufwärtskrümmung. Da diese Bewegung nämlich auf ungleichseitigem Wachstum des Blütenstiels beruht, so ist es für ihr Zustandekommen von großem Vorteil, wenn die zum Teil starren, nicht wachstumsfähigen Gefäßbündel eine zentrale Lage einnehmen. Das wird einmal erreicht durch eine beträchtliche Verstärkung des Rindenparenchyms, andererseits aber auch durch eine Verengerung des Zentralzylinders.

b. Fruchtstiel vor der Fruchtreife.

Im obersten Teil sind die den Gefäßbündeln vorgelagerten Bastsicheln und die am Sklerenchymring beteiligten innersten Rindenzellen bereits verdickt und verholzt, dagegen die den Gefäßbündeln seitlich und innen anliegenden Bast- bezw. Holzfasern noch in embryonalem Zustande. Die Stärkescheide und das Mark besitzen noch einen reichen Stärkegehalt. Weiter unterhalb begegnet man einer immer stärkeren mechanischen Ausbildung und

einer gleichzeitigen Reduktion des Stärkegehaltes. Nach dem gemischten Sklerenchymring verholzen zunächst die an ihn innen angrenzenden Zellen der Markstrahlen, später die Libriformfasern der Gefäßbündel, die in Form eines schmalen Streifens den Außenrand des Xylems begrenzen, zuletzt die innersten Teile der mechanischen Gefäßbündelscheiden und die Markzellen. Die Verdickung und Verholzung der Gewebe schreitet also im allgemeinen in zentripetaler Richtung fort und führt schließlich zu einer Verholzung des gesamten Grundgewebes mit Ausnahme der peripheren Rindenschichten. Der untere Teil des Fruchtstiels, der durch eine ausgesprochen periphere Lage der Gefäßbündel ausgezeichnet ist, zeigt auch hinsichtlich der Zusammensetzung des Festigungsringes ein etwas anderes Verhalten als das obere Ende. Während in den letzteren der Sklerenchymring aus Bastsicheln und interfascicularen Sklereiden besteht, weist der erstere auch in den interfascicularen Teilen des mechanischen Ringes einzelne oder in Gruppen und Bändern beisammenstehende Bastfasern auf, die sich schon im Querschnitt durch geringeren Durchmesser und stärkere Membranverdickung von den mit ihnen vereinten Sklereiden unterscheiden. Ferner tritt im Querschnittsbilde insofern ein Unterschied hervor, als der Sklerenchymring im oberen Teil des Fruchtstiels zwischen je zwei Gefäßbündeln oft etwas nach innen einbiegt, im unteren Teile jedoch stets ununterbrochen der äußeren Umgrenzung des Fruchtstiels parallel läuft. Hierin zeigt sich eine gewisse, jedoch nicht in allen Einzelheiten zutreffende Analogie mit dem Verlauf der Stärkescheide.

Zur Zeit der Fruchtreife ist der Aussteifungsprozeß in akropetaler Richtung noch weiter fortgeschritten, sodaß auch im obersten Teil des Fruchtstiels das gesamte Grundgewebe mit Ausnahme der äußeren Rindenschichten verholzt und der Stärkegehalt fast völlig geschwunden ist.

Nebenbei seien hier einige anatomische Besonderheiten des Blütenbodens erwähnt. Schon im Knospenstadium der Blüte zeigt die Epidermis des Blütenbodens ein wesentlich anderes Bild als die des Blütenstiels. Während die

Epidermiszellen des letzteren annähernd isodiametrisch sind, erscheinen sie im ersteren deutlich radial verlängert und mit papillös vorgewölbten Außenwänden versehen. Zur Blütezeit und während der Fruktifikation ist das noch weit deutlicher. Die Außenwände sind dann so stark vorgestülpt, daß die Zellen wie lange, an den Enden kolbenförmig verbreiterte Schläuche aussehen. Dasselbe zeigt sich in der an der Basis des Fruchtbodens befindlichen rinnenförmigen Vertiefung, die zur Insertion der Blütenhüllblätter dient. Hier tritt eine radiale Verlängerung der Zellen und papillöse Vorwölbung ihrer Außenmembranen in der Regel erst nach dem Abfallen der sie bedeckenden Blätter ein, eine Tatsache, aus der man fast auf einen ursächlichen Zusammenhang der beiden Erscheinungen schließen könnte. Alles deutet darauf hin, daß die Epidermiszellen hier in hohem Grade der Funktion als periphere Wasserspeicher dienen, und so ist es wahrscheinlich, daß bei dem Zustandekommen der Formänderung eine hohe Turgordehnung mitspielt. Bemerkenswert ist ferner, daß die Rindenzellen, mit Ausnahme der 1—2 äußersten Lagen, nahezu sternförmig und durch große Interzellularen von einander getrennt sind; sie gleichen somit durchaus dem Schwammparenchym bifacialer Laubblätter und dürften wie dieses zum Durchlüftungssystem zu rechnen sein. Auch das Mark zeigt ein auffallend lockeres Gefüge.

Geum rivale.

Aquilegia-Typus. Die Blüten sind vor der Befruchtung überhängend, nach der Befruchtung aufgerichtet.

a. Blütenstiel.

Die Epidermis und die äußerste Rindenlage sind durch hohen Anthocyangehalt ausgezeichnet; darauf beruht die rötlich-violette Farbe des Blütenstiels. Von den 6—8 Rindenschichten bestehen die äußersten 2—3 aus chlorophyllhaltigen Collenchymzellen; an den schwach vorspringenden Kanten des Blütenstiels ist die Zahl der Collenchymlagen noch erheblich größer. Die übrigen Rinden-

schichten sind parenchymatisch und infolge zahlreicher Interzellularen sehr locker. Die zwei bis drei innersten Schichten enthalten reichlich Stärke; sie bilden eine kontinuierliche Stärkescheide. Weiter nach innen liegt ein geschlossener Bastring, der noch eine embryonale Entwickelungsstufe aufweist, da die Bastfasern sehr inhaltreich und mit zarten, gänzlich unverdickten Membranen versehen sind. Der Bastring umschließt etwa 10—15 Gefäßbündel, die gleichfalls noch wenig differenziert sind; die Markstrahlen sind etwa 3—6 Zellen breit. Der anatomische Bau des Blütenstiels ist in seiner ganzen Länge derselbe, nur zuweilen zeigt der untere mehr oder weniger aufrechte Teil ein collenchymähnliches, also etwas vorgerückteres Entwickelungsstadium des Bastringes.

b. Fruchtstiel.

Der aufgerichtete Fruchtstiel besitzt eine viel härtere Konsistenz als der weiche, überhängende Blütenstiel. Das beruht auf der Weiterentwickelung des Bastringes. Im obersten Teil sind die Bastfasern collenchymatisch an den Ecken verdickt und zeigen schwache Holzreaktionen. In den unteren Teilen des Fruchtstiels begegnet man immer vorgerückteren Entwickelungsstadien des Bastringes. Die Dicke der Membranen nimmt zu und zugleich steigert sich die Intensität der Holzreaktionen. In demselben Maße, wie der Ausbau des mechanischen Gewebesystems fortschreitet, vermindert sich der Stärkegehalt. An der Basis des Fruchtstieles ist er sehr stark reduziert und zugleich der Festigungsring fertig entwickelt. An den Bastring schließen sich hier nach innen noch verholzte und verdickte Markstrahlzellen an. Da die definitive Ausgestaltung des Bastringes genau akropetral fortschreitet, so tritt sie im obersten Teile des Fruchtstieles am spätesten ein, und zwar hier etwa zur Zeit der Fruchtreife.

Lilium Martagon.

Aquilegia-Typus. Zur Blütezeit ist der obere Teil des Blütenstiels überhängend, nach der Befruchtung führt er

eine intensive Aufwärtskrümmung aus, derart, daß er vertikal steht und mit dem unteren, in spitzem Winkel von der Achse abstehenden Teil einen flachen, nach oben offenen Bogen bildet.[1])

a. Blütenstiel.

Der oberste Teil des Blütenstiels ist merklich verdickt. Hier erscheint nicht nur die Rinde weit mächtiger als im unteren Teile, sondern auch der Zentralzylinder ist etwas erweitert. An die 7—8 Rindenschichten grenzt innen ein schmaler, noch embryonal entwickelter Bastring; die äußeren Gefäßbündel liegen dem Bastring unmittelbar an, die inneren sind rings von parenchymatischem Grundgewebe umgeben.[2]) Jedem Gefäßbündel ist eine aus wenigen, schwach entwickelten Bastfasern bestehende Sklerenchymsichel vorgelagert. Im Mark, im Sklerenchymring und in den inneren Rindenschichten findet sich ein reicher Stärkegehalt. Etwas unterhalb der Biegungsstelle zeigt der Bastring schon ein höheres Entwickelungsstadium; dabei tritt in der Regel ein Unterschied der Ober- und Unterseite hervor und zwar insofern, als die Bastfasern der Oberseite collenchymatisch oder allseitig verdickt, wenn auch noch unverholzt sind, während die der Unterseite ganz zartwandig erscheinen. Dieser Unterschied ist jedoch nie so auffallend und tritt anscheinend nicht so konstant auf wie bei Aconitum. Im untersten Teil ist die Rinde auf 3—4 Zelllagen reduziert, sodaß der Sklerenchymring hier eine ausgesprochen periphere Lage einnimmt. Die Bastfasern sowie die innen angrenzenden Parenchymzellen sind allseitig verdickt und schwach verholzt. Der Stärkegehalt ist erheblich verringert.

---

[1]) Die ganz ähnliche Blütenstielbewegung von Lilium superbum wird im Bull. Torr. Bot. Club. Vol. I (1870). pag. 46 von einem Ungenannten sehr ausführlich beschrieben.

[2]) Über Achsenstruktur und Gefäßbündelverlauf vergl. Falkenberg, Bau der Vegetationsorgane der Monocotyledonen. (1876). p. 46—48.

b. Fruchtstiel bei der Fruchtreife.

Der Sklerenchymring ist fertig entwickelt; die ihn zusammensetzenden Zellen sind abgestorben und mit stark verdickten und verholzten Membranen versehen. Im wesentlichen sind es typische, spindelförmige Bastfasern, außerdem, namentlich am inneren Rande, lang gestreckte Parenchymzellen, die mit den typischen Bastfasern durch allerhand Übergangsformen verbunden sind. Verholzt ist ferner das die Gefäßbündel umgebende Grundgewebe mit Ausnahme der zentralen Schichten, außerdem die Bastsicheln der Gefäßbündel und einige an den Bastring außen angrenzende Rindenzellen. Von diesen Sklereiden heben sich die Bastfasern durch geringeren Umfang und stärkere Membranverdickung schon im Querschnitt deutlich ab. Die mechanische Ausbildung des Fruchtstiels ist in seiner ganzen Länge dieselbe und der Stärkegehalt überall entsprechend verringert.

Papaver Rhoeas.

Die Knospenstiele sind anfänglich senkrecht nach oben gerichtet; später führen sie eine apicale Abwärtskrümmung aus, um sich kurz vor Entfaltung der Blüte wieder aufzurichten. Die Blüte sieht daher nach oben oder ist höchstens schwach überhängend. Der Fruchtstiel steht steif aufrecht. Zugleich mit diesen Vorgängen erfolgt eine bedeutende Längsstreckung des Blütenstieles.

Die eigentümlichen Lageänderungen des jungen Blütenstiels sind schon oft untersucht worden. Nach Sachs[1]) ist das Nicken der Knospenstiele ein rein passiver Vorgang, der durch das Gewicht der Knospe veranlaßt wird. Frank[2]) führt die Abwärts- und Aufwärtskrümmung auf positiven bezw. negativen Geotropismus zurück. De Vries[3]) schließt sich der Auffassung von Sachs an, da sich nickende

---

[1]) Sachs, Lehrbuch der Botanik. (1874). p. 815.

[2]) Frank, Beiträge zur Pflanzenphysiologie. (1868). p. 87.

[3]) De Vries, Über einige Ursachen der Richtung bilateralsymmetrischer Pflanzenteile. Arb. Bot. Inst. Würzburg I. (1874). p. 228 ff.

Knospenstiele nach Entfernung der Knospe aufrichten. Nach Vöchting[1]) ist das Nicken der Knospe eine aktive Krümmung, die auf negativem, vom Fruchtknoten induziertem Geotropismus des Blütenstieles beruhe; die Aufrichtung sei auf Umwandlung des negativen Geotropismus in positiven und auf die Wirkung der „Rectipetalität" zurückzuführen. Auch Fünfstück[2]) und Scholtz[3]) betonen die aktive Natur der Abwärtskrümmung. Nach Wiesner[4]) dagegen ist die Biegung anfänglich ein blosses Belastungsphänomen, wird aber später durch Epinastie verstärkt. Es liege demnach hier eine „vitale Lastkrümmung" von komplizierterer Art vor. Die Rectipetalität Vöchtings ist nach Wiesner nichts anderes als ein Zusammenwirken von Epinastie und negativem Geotropismus.

Der anatomische Bau des Blütenstiels von Papaver Rhoeas ist von Besser[5]) beschrieben worden, der jedoch auf den Zusammenhang der inneren Entwickelungsvorgänge mit den gamotropischen Bewegungen nicht näher eingeht.

a. Knospenstiel abwärts gebogen.

Oberer Teil. Unter der mit vielzelligen Trichomen versehenen Epidermis liegen etwa 4 Rindenschichten, bestehend aus schwach an den Ecken verdickten und chlorophyllhaltigen Zellen. Daran schließt sich innen ein kontinuierlicher mechanischer Ring, dessen Bestandteile noch ein sehr jugendliches Entwickelungsstadium aufweisen.

---

[1]) Vöchting, Die Bewegungen der Blüten und Früchte. (1882). p. 6, 92.

[2]) Fünfstück, Zur Frage nach der aktiven Krümmung der Knospenstiele der Papaveraceen. Bericht. der deutsch. Botan. Gesellschaft. I (1883). p. 429.

[3]) Scholtz in Cohns Beiträgen zur Biologie der Pflanzen. V Heft 3. (1892). p. 373.

[4]) Wiesner, Die heliotropischen Erscheinungen im Pflanzenreiche. 2. Teil (1882). Separatabdruck, S. 62 und in den Sitzungsber. der Akademie Wiss. Wien CXI, 1 (1902). p. 747.

[5]) Besser, Beitrag zur vergleichenden Anatomie und Entwickelungsgeschichte von Blüten- und Fruchtstielen. Inaug.-Diss. Leipzig (1886). p. 7.

Weiter innen liegen zwei alternierende Kreise von Gefäßbündeln; sie unterscheiden sich dadurch, daß die Fibrovasalstränge des äußeren Kreises durchweg kleiner sind als die des inneren Ringes, haben aber das gemeinsam, daß ihren Leptomen kleine, noch in jugendlicher Entwickelungsstufe befindliche Bastsicheln vorgelagert sind. Die Gefäßbündel des äußeren Kreises liegen dem mechanischen Ringe unmittelbar an, die des inneren Kreises sind von ihm stets durch Parenchymzellen getrennt.

An der Biegungsstelle ist die Ausbildung der mechanischen Gewebe schon etwas weiter vorgeschritten; sie sind zwar auch hier noch lebend, aber ihre Membranen sind an den Ecken stark verdickt. Im absteigenden Schenkel des Knospenstiels beginnt schon dicht unterhalb der Biegung die Verholzung des Sklerenchymringes. Stets sind hierbei die peripheren Elemente des Bastringes stärker verdickt und weisen intensivere Holzreaktionen auf, als die inneren Bestandteile. Es ergibt sich hieraus, daß der Aussteifungs- und Verholzungsprozeß in zentripetaler Richtung vor sich geht.

Im untersten Teil des Knospenstiels sind auch die Bastsicheln und die zwischen ihnen und dem Sklerenchymring liegenden Parenchymzellen verholzt; beide jedoch in merklich geringerem Grade als der periphere mechanische Ring. Da nahezu alle mechanischen Elemente noch lebenden Inhalt besitzen, so kann man schon schließen, daß auch im basalen Teile die Festigung noch nicht definitiv beendet ist.

b. Blütenstiel zur Blütezeit.

Eine schmale oberste Zone des Blütenstiels zeigt noch ganz so wie im Knospenstadium ein jugendliches Entwickelungsstadium der mechanischen Gewebe, nur sind die Membranen hier schon collenchymatisch verdickt. Unterhalb dieser Zone beobachtet man wie im Knospenstiele die verschiedenen Stadien des mechanischen Ausbaues. An der Basis ist die Aussteifung in vielen Fällen schon beendet.

c. Fruchtstiel.

Die Außenwände der Epidermiszellen sind stark verdickt; die Rindenzellen größtenteils geschrumpft. Sämtliche mechanischen Elemente sind fertig ausgebildet. Der periphere Sklerenchymring besteht aus Bastfasern und Sklereiden und zwar finden sich typische Bastfasern vorwiegend am Außenrande des Ringes, während innen parenchymatische, aber gleichfalls axil gestreckte Zellformen vorliegen. Beide lassen sich jedoch nicht scharf von einander unterscheiden, da allerhand Übergangsformen auftreten. Die den Gefäßbündeln vorgelagerten Bastsicheln sind zum Teil durch gleichfalls sklerenchymatisch ausgebildete Parenchymzellen mit dem Festigungsring verbunden. Zudem verholzen auch die Parenchymzellen der Markstrahlen und der peripheren Markschichten, sodaß ein außerordentlich mächtiger mechanischer Zylinder zustandekommt, der den bei der großen Länge des Fruchtstiels besonders hohen Anforderungen an seine Biegungsfestigkeit durchaus entspricht. Die eigentümliche Anordnung der Gefäßbündel und ihr mechanischer Verband mit dem Sklerenchymringe gibt dem Querschnittsbild ein sehr charakteristisches Aussehen.

Im allgemeinen ergibt sich ein enger Zusammenhang der Blütenstielbewegungen mit den Entwickelungsvorgängen des mechanischen Gewebesystems. Das tritt in den frühesten Stadien noch wenig hervor: ein ganz junger Knospenstiel steht trotz mangelnder mechanischer Ausbildung des oberen Teiles aufrecht; später, bei gesteigertem Längenwachstum erfolgt eine allmähliche Abwärtskrümmung, die wiederum kurz vor Entfaltung der Blüte ausgeglichen wird, indem die zuvor gekrümmten Teile sich nacheinander in akropetaler Folge gradestrecken. Hierbei beobachtet man durchweg, daß die Verholzung der mechanischen Gewebe bis dicht an die Biegungsstelle vorgeschritten ist; die mechanische Aussteifung hält also mit der successiven Aufwärtskrümmung gleichen Schritt. Es wird mithin jede Zone des Knospenstiels, die sich gradegestreckt hat, bald darauf ausgesteift und so in der aufrechten Lage gleichsam

fixiert. Die Biegungsstelle selbst stellt mit der collenchymatischen Ausbildung des Festigungsringes ein Übergangsstadium dar, während das obere, abwärts gerichtete Ende noch gänzlich stereomfrei ist. Zur Blütezeit steht der gesamte Stiel gerade, oder die oberste Zone zeigt eine schwache Krümmung. Das hängt damit zusammen, daß die Verholzung zwar akropetal weiter fortgeschritten ist, aber nicht immer bis unmittelbar an die Blüte heran. Während der Fruktifikation endlich wird die mechanische Ausbildung beendet.

Arten von Geranium.

Oxalis-Typus:[1]) Blüten aufrecht oder etwas überhängend; nach der Befruchtung erfolgt eine basale Abwärtsbiegung und zugleich meist eine apicale Aufwärtskrümmung derart, daß die Frucht trotz der nach unten geneigten Stellung des Fruchtstieles senkrecht nach oben steht. Zur Fruchtreife erfolgt gewöhnlich wieder eine Aufrichtung des gesamten Fruchtstieles und zugleich oft eine Ausgleichung der apicalen Krümmung. Gewisse Arten von Geranium gehören einem anderen Typus an.[2]) Mit diesen Bewegungsvorgängen ist zum Teil eine erhebliche Streckung des Blütenstieles verbunden.

Geranium Wlassovianum.

a. Blütenstiel, Blüte entfaltet.

Oberer Teil. An der Spitze, die sich schon mit bloßem Auge gesehen als eine sanfte Anschwellung abhebt, liegen unter der kleinzelligen, mit Trichomen versehenen Epidermis etwa 5—7 Rindenschichten; die äußersten der-

[1]) Nach Wiesner, Beobachtungen über den Lichtgenuß und über einige andere physiologische Verhältnisse blühender Geraniumarten, Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien CXV., 1. Abteilung (1906). p. 402 — sind die Bewegungserscheinungen noch weit komplizierter. Vergl. ferner Vöchting, Die Bewegungen der Blüten und Früchte. (1882). p. 172.

[2]) Nach Hansgirg, Physiologische und phycophytologische Untersuchungen — gehören einige Geraniaceen dem Primula-Typus (p. 100), andere dem Aquilegia-Typus (p. 109) an.

selben sind mehr oder weniger collenchymatisch ausgebildet; die inneren Parenchymschichten sind locker, von Interzellularen durchsetzt. Die innerste Rindenschicht besteht aus auffallend großen, tangential gestreckten und lückenlos aneinander gefügten Zellen, die zudem durch hohen Stärkegehalt ausgezeichnet sind; diese Schicht bildet eine kontinuierliche, stark differenzierte Stärkescheide. An diese grenzt innen ein zwei- bis dreischichtiger Bastring, dessen Zellen sehr inhaltreich und mit zarten, gänzlich unverdickten Membranen versehen sind. Dem Bastring liegen auf der Innenseite die Gefäßbündel (meist 5) an. Die Markstrahlen sind relativ breit (3—4 Zellagen); sie enthalten wie das Mark zahlreiche Stärkekörner.

Mittlerer Teil. Im mittleren Teile des Blütenstiels ist die Rinde weit weniger mächtig, indem sie nur etwa 4 Parenchymlagen umfaßt. Ihr Stärkegehalt ist anscheinend etwas geringer als im oberen Teile. Dem entspricht, daß der Bastring hier schon etwas weiter entwickelt ist. Die Bastfasern sind zwar noch lebend, aber ihre Membranen schon erheblich verdickt und schwach verholzt.

Unterer Teil. An der Basis wird der Durchmesser des Blütenstiels etwas größer; hier erfolgt wieder eine Verstärkung der Rinde. Ferner ist der Bastring nicht ganz soweit entwickelt wie im mittleren Teil des Blütenstieles. Nach alledem ähnelt der basale Teil im anatomischen Bau dem oberen Ende.

b. Fruchtstiel.

Oberer Teil. Die apicale Anschwellung hebt sich jetzt viel stärker ab als zur Blütezeit; das beruht auf einer Volumenvergrößerung der Rinde. Die äußersten Schichten derselben sind zudem an den Ecken verdickt, sodaß dieser Teil des Blütenstiels trotz schwacher, meist collenchymatischer Ausbildung des Sklerenchymringes einigermaßen biegungsfest gebaut ist. Alle im Blütenstiel stärkehaltigen Gewebe sind auch hier noch reichlich mit Stärke versehen.

Mittlerer Teil. Im mittleren Teil des Fruchtstiels ist die Dicke der Rinde weit geringer, weshalb der Festigungsring eine ausgesprochen periphere Lage aufweist. Ferner sind die Rindenzellen hier kaum collenchymatisch ausgebildet, und ihr Stärkegehalt ist merklich geringer als zur Blütezeit. Die Bastfasern jedoch sind schon durch ansehnliche Verdickung und Verholzung der Membranen ausgezeichnet; da sie aber noch lebenden Inhalt führen, so kann man schon vermuten, daß die Aussteifung noch nicht beendet ist.

Unterer Teil. Der basale, deutlich verdickte Teil des Fruchtstiels zeigt ungefähr dasselbe Bild wie die apicale Anschwellung. Von den 8 Rindenschichten sind die innersten durch reichen Stärkegehalt ausgezeichnet, die äußeren 4—6 stark an den Ecken verdickt. Die Bastfasern erscheinen ebenfalls collenchymatisch ausgesteift; sie sind mit lebendem Inhalt gefüllt und nicht verholzt, also auf einem jungen Entwickelungsstadium stehen geblieben. Die eigentümliche Erscheinung, daß der basale Teil eine tiefere Entwickelungsphase des Bastringes aufweist als der mittlere Teil, während doch sonst die Regel gilt, daß die mechanische Festigung streng akropetal fortschreitet, wird unten näher erörtert.

In späteren Entwickelungsstadien treten die anatomischen Unterschiede zwischen dem apicalen und basalen Teil einerseits und dem mittleren Teil andererseits immer stärker hervor. Die beiden Anschwellungen werden im Verlaufe der karpotropischen Bewegungen immer deutlicher, was auf einer fortgesetzt zunehmenden Dicke der Rinde beruht. Gleichzeitig scheint die collenchymatische Aussteifung der äußersten Rindenschichten ständig zuzunehmen, während die Bastfasern auffallend lange auf einer niedrigen Entwickelungsstufe stehen bleiben. Ganz anders verhält sich der mittlere Teil. Die Rinde vergrößert ihr Volumen nicht oder nur in geringem Maße; dagegen wird die Ausbildung der Bastfasern bald beendet und zugleich der Stärkegehalt, der in den Anschwellungen anscheinend intakt bleibt, stark verringert. Erst während der Frucht-

reife verholzt der Bastring auch im apicalen und basalen Teil des Fruchtstiels; da dann zugleich die Rinde hier wie im mittleren Teile schrumpft und kollabiert, so zeigt der Fruchtstiel zuletzt von der Spitze bis zur Basis ungefähr denselben anatomischen Bau, und die beiden Anschwellungen sind auch äußerlich nicht mehr ausgeprägt.

Die obigen Angaben über die Dicke der Rinde in den verschiedenen Teilen des Blütenstiels und zwar während der verschiedenen Entwickelungsstadien, basieren auf zahlreichen Messungen, von denen im Folgenden die auf hundertstel mm abgerundeten Mittelwerte angegeben sind.

Blütenstiel, Blüte voll entfaltet.

	Gesamtdurchm.	Zentralzylinder	Dicke der Rinde u. Epidermis
Obere Anschwellung	0,88 mm	0,56 mm	0,16 mm
Mittlerer Teil	0,72 mm	0,56 mm	0,08 mm
Untere Anschwellung	0,86 mm	0,56 mm	0,15 mm

Aus diesen Zahlen ergibt sich, daß der Durchmesser des Zentralzylinders durchweg derselbe ist und daß die beiden Anschwellungen nur auf einer größeren Dicke der Rinde beruhen.

Dicke der Rinde (mit Epidermis).

	Junger Fruchtstiel	Älterer Fruchtstiel
Oberer Teil . . .	0,25 mm	0,31 mm
Mittlerer Teil . .	0,10 mm	0,10 mm
Unterer Teil . .	0,23 mm	0,31 mm

Während die Dicke der Rinde im mittleren Teile anscheinend unverändert bleibt, nimmt sie an der Spitze und Basis im Verlauf der Fruktifikation zu. Das beruht natürlich auf einer Volumenvergrößerung der Rindenzellen, und zwar handelt es sich offenbar nicht um ein bloßes Turgescenzphänomen, sondern um ein kontinuierliches Flächenwachstum der Membranen, da die beiden Anschwellungen erhalten bleiben.

Die Funktion der basalen Anschwellung ergibt sich bei Betrachtung der Blütenstielbewegungen, die hier ein ganz anderes Bild geben als die bisher dargestellten apicalen Krümmungen. Hier ist es nämlich die wachstumsfähige basale Anschwellung, die die Krümmung ausführt, indem sie bald auf der Oberseite, bald auf der Unterseite stärker wächst und dadurch Richtungsänderungen des gesamten Blütenstiels hervorruft.[1]) Der basale Teil ist demnach als eine interkalare Wachstumszone, als ein Gelenk, anzusehen. Hieraus erklären sich seine anatomischen Besonderheiten. Die Tatsache, daß der Festigungsring hier noch eine embryonale Beschaffenheit zeigt, wenn er im mittleren Teile des Fruchtstiels schon seine definitive Ausbildung erreicht hat, erscheint als notwendige Grundbedingung für die Ausführung der Krümmungsbewegungen. Die Anschwellung der Rinde ist hier wie in anderen Gelenken[2]) als mechanische Schutzeinrichtung für die eines verholzten Sklerenchymringes entbehrende interkalare Wachstumszone anzusehen; zudem kommt die erhöhte Dicke der Rinde wahrscheinlich für den Bewegungsmechanismus selbst in Betracht (s. unten.) Das allmähliche Anschwellen der Gelenkzone während der Fruktifikation hängt demnach damit zusammen, daß sie bei den dann erfolgenden karpotropischen Bewegungen in Tätigkeit tritt. Gleichzeitig werden die äußeren Rindenschichten mehr und mehr an den Ecken verdickt und auch die Bastfasern werden

---

[1]) Daß die Bewegungen auf Krümmungen der basalen Zone beruhen, wird bereits von Vöchting l. c. und Wiesner l. c. betont.

[2]) Schwendener, Das mechanische Prinzip p. 95.

collenchymähnlich ausgebildet. In dieser Weise erhöht das Gelenk seine Biegungsfestigkeit, ohne zugleich seine Streckungsfähigkeit einzubüßen. Zuletzt, wenn die Tätigkeit des Gelenkes nicht mehr in Anspruch genommen wird, geht es seiner Funktion verlustig; das geschieht wie bei Gelenken an vegetativen Stammorganen[1]) in der Weise, daß der Sklerenchymring verholzt. Da zugleich die beim Zustandekommen der Bewegungen wesentlich beteiligten Rindenzellen schrumpfen, so ist das Gelenk nunmehr definitiv ausgeschaltet.

Da der oberste Teil des Blütenstieles, wie erwähnt, in Bau und Entwickelung eine auffallende Ähnlichkeit mit dem basalen Gelenk zeigt, so kann man auch auf eine ähnliche Funktion schließen. In der Tat vollführt, wie oben erwähnt, der obere Teil des Fruchtstiels während der basalen Abwärtsbiegung eine deutliche Aufwärtskrümmung, sodaß die Frucht meist senkrecht nach oben gerichtet ist. Diese Krümmung kann später bei der Aufrichtung des Fruchtstieles wieder ausgeglichen werden. Der obere, verdickte Teil des Blütenstieles stellt demnach eine apicale Wachstums- und Krümmungszone dar. Die Bewegungserscheinungen dieser Zone stehen offenbar ebenfalls in einem engen Zusammenhange mit den Entwickelungsvorgängen des Fruchtknotens. Zuletzt wird sie in derselben Weise wie das basale Gelenk außer Funktion gesetzt.

Geranium phaeum.

a. Blütenstiel zur Blütezeit.

Der oberste und unterste Teil des Blütenstiels sind durch eine schwache Rindenanschwellung ausgezeichnet. Die Zellen der äußeren Rindenschichten liegen dicht beisammen, sind chlorophyllhaltig und mehr oder weniger collenchymatisch ausgebildet; die inneren Schichten enthalten etwas Stärke, sind nicht verdickt und weisen infolge

[1]) Westermaier, Über gelenkartige Einrichtungen an Stammorganen, in Mitteil. naturf. Gesellsch. Freiburg, Schweiz. (1901). p. 13 bis 38.

zahlreicher Interzellularen ein lockeres Gefüge auf. Zu innerst liegt die Stärkescheide, die durch reichen Stärkegehalt, größeres Volumen und tangentiale Streckung der Zellen ausgezeichnet ist. Stärke findet sich auch in den Bastfasern, in den Markstrahlen und im Mark. Die Bastfasern zeigen durchweg noch eine embryonale Entwickelungsstufe, sind aber im mittleren Teile schon weiter vorgeschritten als an der Spitze und Basis.

b. Junger, noch aufgerichteter Fruchtstiel.

Oberer Teil. Das obere, angeschwollene Ende des Fruchtstiels besitzt etwa 7—9 Rindenschichten. Der Stärkegehalt der Rinde, der Markstrahlen und des Markes ist kaum geringer als zur Blütezeit. Die Bastfasern sind collenchymähnlich verdickt, nicht verholzt und mit lebendem Inhalt versehen. Die Zahl der Gefäßbündel beträgt in der Regel 6; die Markstrahlen sind 4—6 Zellen breit.

Mittlerer Teil. Nach unten nimmt die Zahl der Rindenschichten bald ab und beläuft sich schließlich nur noch auf 4—5. In gleichem Maße begegnet man immer höheren Entwickelungsstadien des Bastringes. Zuerst verholzen die den Gefäßbündeln außen anliegenden Bastfasern, erst später auch die seitlich angrenzenden interfascicularen Elemente u. s. f. bis der tangentiale Verband zu einem kontinuierlichen Sklerenchymringe hergestellt ist; zuweilen kommen jedoch auch Abweichungen von dieser Regel vor.

Unterer Teil. Die basale Anschwellung hebt sich vom Fruchtstiel deutlich ab. Die Zahl der Rindenschichten beträgt hier etwa 8—10; sie bestehen aus auffallend großen und besonders in radialer Richtung verlängerten Zellen. Ist daher die Rinde hier erheblich mächtiger als im mittleren Teile des Fruchtstiels, so behält dagegen der Zentralzylinder seinen Durchmesser bei. Die Bastfasern sind zartwandig oder an den Ecken verdickt, also in einem embryonalen Entwickelungsstadium stehen geblieben. Ferner unterscheidet sich der basale Teil vom mittleren durch einen größeren Stärkegehalt. Nach alledem zeigt er auch

hier eine ausgeprägte Gelenkstruktur. Bezüglich der Funktion und Weiterentwickelung der apicalen und basalen Anschwellung gilt dasselbe, was oben bei Geranium Wlassovianum gesagt wurde.

Geranium pratense.

a. Blütenstiel.

Die apicale Gelenkverdickung ist wie die basale Anschwellung noch nicht stark ausgeprägt. Die Bastfasern sind im ganzen Blütenstiel noch wenig entwickelt; sie enthalten lebenden Inhalt, ihre Membranen sind ganz dünn oder schwach an den Ecken ausgesteift. Die Verholzung des Festigungsringes scheint im allgemeinen erst nach der Befruchtung zu beginnen.

b. Fruchtstiel, abwärts gekrümmt.

Oberer Teil. Das obere Ende ist außerordentlich stark angeschwollen, sodaß der Durchmesser des Fruchtstiels hier um mehr als das Doppelte größer ist als im mittleren Teile. Die Zahl der Rindenschichten beläuft sich auf etwa 10, von denen die äußerste aus Collenchym besteht, während die inneren parenchymatisch und sehr locker sind. Die Bastfasern sind noch lebend und nur an den Ecken verdickt.

Mittlerer Teil. Im mittleren Teile sind nur fünf Rindenlagen vorhanden. Die Bastfasern sind fertig entwickelt, d. h. ohne lebenden Inhalt und mit stark verdickten und verholzten Membranen versehen.

Unterer Teil. Die Basis[1]) ist wieder stark verdickt, jedoch meist nicht in dem Grade, wie das obere Ende. Sie weist 7—8 Rindenlagen auf, von denen die äußersten aus Collenchym bestehen. Die Bastfasern sind an den Ecken verdickt und lebend.

Bei allen untersuchten Geranien findet sich auch an der Basis des Inflorescenzstieles eine Gelenkzone, von ganz

[1]) Vergl. Dennert, Die anatomische Metamorphose der Blütenstandachsen. Botan. Hefte, Forschungen aus dem Bot. Garten zu Marburg. Heft 2. (1887), p. 168.

demselben Bau wie das an der Basis des Blütenstieles befindliche Gelenk. Sie führt gleichfalls karpotropische Krümmungen aus, wenn auch freilich in weit geringerem Maße.[1])

Im wesentlichen verhalten sich Geranium phaeum und G. pratense ganz so wie G. Wlassovianum. Die karpotropischen Bewegungen erfolgen einmal vermittelst des basalen Gelenkes, das eine Aufwärts- und Abwärtsbiegung des gesamten Fruchtstieles bewirkt, und zudem vermittelst der apicalen Anschwellung, die gleichzeitig mit der erstgenannten Bewegung eine in späteren Stadien oft wieder ausgeglichene Aufwärtskrümmung ausführt.

Erodium moschatum.

Oxalis-Typus. Die Blüten stehen in Scheindolden. Die karpotropischen Bewegungen bestehen ähnlich wie bei den beschriebenen Geranien in basalen Abwärts- und Aufwärtskrümmungen und gleichzeitigen apicalen Wachstumsbewegungen. Diese Bewegungsvorgänge sind mit einer beträchtlichen Längsstreckung des Blütenstieles verbunden.[2])

a. Blütenstiel, zur Blütezeit.

Am oberen und unteren Ende sind nur sehr schwache Anschwellungen wahrzunehmen. Die äußerste Rindenschicht zeigt mehr oder weniger deutlich collenchymatischen Habitus, während die inneren Rindenschichten ein lockeres Gewebe von Parenchymzellen darstellen. Die Zellen der Stärkescheide sind größer als die benachbarten Rindenzellen, tangential verlängert und durch reichen Stärkegehalt ausgezeichnet. Die Gefäßbündel (meist 5) werden durch 3—4 Zellen breite Markstrahlen von einander getrennt. Jedem Leptom ist ein Bastbündel vorgelagert, dessen Elemente noch inhaltreich und höchstens an den Ecken verdickt sind.

---

[1]) Vöchting, l. c.
[2]) Vöchting, l. c. p. 161.

b. Blütenstiel im Beginn der Fruktifikation.

Oberer Teil. Das obere Ende ist seitwärts gekrümmt und merklich angeschwollen, obwohl die Zahl der Rindenschichten sich nur auf etwa 4 beläuft. Die Bastfasern sind hier noch ganz unentwickelt.

Mittlerer Teil. Im mittleren Teile ist die Zahl der Rindenschichten nicht viel kleiner (etwa 3); ihr Stärkegehalt erscheint jedoch geringer. Die Zellen des Sklerenchymringes sind verdickt und verholzt, besitzen jedoch noch lebenden Inhalt; mithin ist die Aussteifung ihrer Membranen noch nicht beendet.

Unterer Teil. Der basale Teil des Fruchtstieles weist etwa 5 Rindenlagen auf. Der Festigungsring ist hier auf einem jugendlichen Entwickelungsstadium stehen geblieben, indem die Membranen der Bastfasern nur collenchymatisch ausgebildet und nicht verholzt sind.

c. Fruchtstiel, abwärts gebogen.

Oberer Teil. Der apicale Teil ist stark verdickt. Die Rindenschichten, abgesehen von der peripheren Collenchymlage, bestehen aus auffallend großen, anscheinend stark turgescenten und in radialer Richtung gestreckten Parenchymzellen. Die Stärkescheide besitzt noch einen großen Gehalt an Stärke. Die Bastfasern wie die Parenchymzellen, die sich an der Bildung des Sklerenchymringes beteiligen, sind an den Ecken mit mächtigen Verdickungsschichten ausgestattet, aber noch lebend und nicht verholzt.

Mittlerer Teil. In der Mitte des Fruchtstieles sind die Rindenzellen beträchtlich kleiner. Der Stärkegehalt ist erheblich verringert. Dem entspricht, daß die Ausbildung des mechanischen Ringes nahezu beendet ist. Er setzt sich zusammen aus den Bastfaserbündeln, die den Siebteilen vorgelagert sind, und aus gleichfalls stark verdickten und verholzten Sklereiden, die den tangentialen mechanischen Verband herstellen. Jedoch finden sich einzelne Bastfasern und allerhand Übergangsformen auch in den interfascicularen Teilen des Sklerenchymringes, sodaß

hier eine Zwischenstufe zwischen dem einheitlichen Bastring und dem Typus des gemischten kontinuierlichen Sklerenchymringes, der in den interfascicularen Teilen lediglich Sklereiden enthält, vorliegt.

Unterer Teil. Der basale, mächtig entwickelte Teil des Fruchtstiels zeigt in derselben Weise wie die apicale Anschwellung eine auffallende Vergrößerung des Rindenparenchyms, während die peripheren Collenchymlagen aus kleineren Zellen bestehen. Der Stärkegehalt ist sehr reichlich. Auch zeigen die Bastfasern und Sklereiden hier dasselbe Entwickelungsstadium wie im oberen Ende des Fruchtstiels. Demgemäß stellt der basale Teil auch hier eine interkalare Wachstumszone dar.

Messungen der Dicke der Rinde ergaben für die obere Anschwellung 0,180—0,200 mm, für den mittleren Teil 0,080—0,088 mm, für das basale Gelenk 0,180—0,190 mm. Es ist auffallend, daß die Differenzen in der Rindendicke so groß sind, während in Bezug auf die Zahl der Rindenschichten so geringe Unterschiede vorliegen. Schon daraus geht hervor, daß die beiden Anschwellungen vor allem auf einer Volumenvergrößerung der einzelnen Zelle beruhen. So erklärt sich auch die Tatsache, daß die beiden Anschwellungen sich erst im Verlaufe der Fruktifikation deutlich abheben, daraus, daß erst dann eine Volumenzunahme der Rindenzellen eintritt. Da die Anschwellung erhalten bleibt, so handelt es sich um eine Wachstums-, nicht um eine bloße Turgorerscheinung.

Die oben hervorgehobene Analogie der apicalen und basalen Anschwellung in Bau, Entwickelung und Funktion[1]) berechtigt dazu, die erstere ebenso gut wie die letztere als Wachstumsgelenk zu bezeichnen. Ähnliche Bewegungen wie der Blütenstiel führt auch die Inflorescenzachse aus;[2]) dem entspricht, daß sich auch an der Basis derselben ein deutlich entwickeltes Gelenk befindet.

---

[1]) Vöchting, l. c. pag. 168.
[2]) Vöchting, l. c.

Oxalis stricta.

Oxalis-Typus.[1]) Blütenstiele zur Blütezeit aufrecht, nach der Befruchtung abwärtsgebogen, bald darauf wieder aufgerichtet. Das obere Ende vollführt zugleich eine Abwärtskrümmung, die entweder dauernd erhalten bleibt, oder ausgeglichen wird. Während aller dieser Vorgänge wachsen die Blüten- und Inflorescenzstiele erheblich in die Länge.

a. Blütenstiel.

Der anatomische Bau zeigt viele Anklänge an den der Geraniaceen. Die äußerste Rindenschicht ist mehr oder weniger collenchymatisch und frei von Interzellularen, während die inneren Lagen parenchymatisch und locker sind. Die Stärkescheide hebt sich infolge größeren Volumens und tangentialer Verlängerung der lückenlos zusammenliegenden Zellen deutlich von den angrenzenden Rindenschichten ab. Die Gefäßbündel (meist 5) lehnen sich innen an einen breiten Bastring an, dessen Elemente noch lebend und zartwandig sind.

b. Fruchtstiel.

Am oberen und unteren Ende des Fruchtstieles hat sich je eine Anschwellung herausdifferenziert.

Oberes Ende. Obwohl die Rinde hier sehr breit ist, besteht sie nur aus 5—6 Zelllagen; indes sind die Zellen der inneren Parenchymlagen auffallend groß. Der Bastring ist collenchymatisch oder beginnt bereits zu verholzen.

Mittlerer Teil. Die Rinde zeigt hier eine weit geringere Dicke als am oberen Ende des Fruchtstieles, obwohl die Anzahl der Rindenschichten hier nicht viel kleiner ist (etwa 3—4). Der Sklerenchymring besteht aus stark verdickten und verholzten Bastfasern.

Im basalen Teil findet sich eine ausgeprägte Gelenkstruktur.[2]) Die Rinde ist oft noch etwas dicker als im

---

[1]) Vergl. Darwin, Das Bewegungsvermögen der Pflanzen, übersetzt von Carus. 2. Aufl. (1899). p. 431.

[2]) Vergl. Dennert, l. c. p. 170, 204.

oberen Ende des Fruchtstieles, in jedem Falle aber mächtiger als im mittleren Teile. Das beruht einmal auf der größeren Zahl der Rindenschichten (etwa 7), noch mehr aber auf dem größeren Durchmesser der Zellen. Die äußersten Rindenlagen, in noch höherem Maße aber die Zellen des Markes und der Markstrahlen, sind collenchymatisch ausgebildet. Die Bastfasern sind nur an den Ecken stark verdickt und nicht verholzt.

c. Inflorescenzachse zur Zeit der Fruchtreife.

Die Zahl der Rindenschichten ist gering (etwa 3), auch bestehen sie aus relativ kleinen Zellen. Die Bastfasern sind fertig entwickelt.

An der Basis befindet sich eine Gelenkanschwellung. Diese ist auch hier durch höhere Zahl der Zellschichten in der Rinde (7—9) und bedeutende Größe der Zellen ausgezeichnet. Der Bastring, das Mark und die Markstrahlen zeigen dieselbe Beschaffenheit wie im basalen Gelenk des Fruchtstieles.

Ähnliche Messungen wie oben bei den Geranien wurden auch hier ausgeführt. Sie ergaben folgende Mittelwerte:

Fruchtstiel zur Zeit der Fruchtreife.

	Gesamtdurchmesser	Durchmesser des Zentralzylinders.
Oberer Teil . . .	0,50 mm	0,24 mm
Mittlerer Teil . .	0,42 mm	0,24 mm
Unterer Teil . .	0,64 mm	0,22 mm

Inflorescenzstiel zur Zeit der Fruchtreife.

	Gesamtdurchmesser	Durchmesser des Zentralzylinders
Oberhalb des Gelenkes . . .	0,59 mm	0,43 mm
Im Gelenk . . .	1,16 mm	0,34 mm

Ein Vergleich dieser Zahlen mit der oben angegebenen Anzahl der Rindenschichten in den einzelnen Teilen des Fruchtstieles ergibt ohne weiteres die oben erwähnte Tatsache, daß die größere Mächtigkeit der Rinde im basalen und apicalen Teile nicht sowohl auf der größeren Zahl der Rindenschichten als vielmehr auf dem größeren Volumen der einzelnen Zelle beruht. Ferner geht aus diesen Zahlen hervor, daß im basalen Gelenk des Fruchtstiels, mehr noch in dem der Infloreszenzachse der Bastring und mit ihm der Gefäßbündelzylinder enger ist als oberhalb des Gelenkes. Diese Erscheinung ist, wie weiter unten näher ausgeführt wird, für den Mechanismus der Bewegung von Bedeutung.

Holosteum umbellatum.

Oxalis-Typus. Die Blütenknospen sind abwärts gerichtet; die entfalteten Blüten stehen aufrecht. Nach der Befruchtung erfolgt eine äußerst intensive basale Abwärtsbiegung. Zuletzt, während oder nach der Samenausstreuung, richtet sich der Fruchtstiel wieder auf. Sämtliche Bewegungen, besonders aber die beiden ersten, sind mit einer erheblichen Längsstreckung des Blütenstieles verbunden.

a. Blütenstiel zur Blütezeit.

An der Spitze und Basis befindet sich je eine, mit bloßem Auge kaum wahrnehmbare Anschwellung. Von den 4—6 Rindenschichten sind die äußersten, chlorophyllhaltigen sehr locker, die inneren ohne Interzellularen. An die Rinde grenzt innen ein enger und schmaler, etwa drei bis vierschichtiger Sklerenchymring, der noch nicht verholzt ist. Er umgibt die 3—5 Gefäßbündel, die einen relativ großen tangentialen Durchmesser haben, sodaß sie sich seitlich berühren oder nur sehr schmale Markstrahlen zwischen sich lassen. Infolge der geringen Weite des Bastringes und Gefäßbündelzylinders zeigt das Mark einen auffallend kleinen Durchmesser.

b. Junger, abwärtsgebogener Fruchtstiel.

Die Biegungsstelle liegt in der durch eine deutliche Anschwellung markierten Basalzone, während der ganze übrige Teil des Fruchtstiels steif und grade ist. Diesem verschiedenen Verhalten entsprechen große Differenzen im anatomischen Bau. Der obere Teil, der an der Spitze eine geringe Rindenanschwellung aufweist, ist durch einen stark ausgesteiften und verholzten Sklerenchymring ausgezeichnet, dessen periphere Schichten aus Bastfasern und dessen innere Zelllagen aus Sklereiden bestehen. In der basalen Zone dagegen ist der Sklerenchymring in einem jungen Entwickelungsstadium stehen geblieben; sämtliche Bestandteile sind noch lebend und ihre Membranen nur an den Ecken verdickt. Eine collenchymatische Ausbildungsweise beobachtet man auch an den Zellen der Markstrahlen, des Markes, sowie an den äußersten Rindenschichten und den inneren Tangentialwänden der Epidermiszellen. Diese Einrichtungen bewirken, daß das Gelenk hinreichend biegungsfest wird, ohne damit seine Wachstumsfähigkeit zu verlieren. Dem gleichen Zwecke dient auch die relativ bedeutende Mächtigkeit der Rinde, die auch hier nicht sowohl auf einer größeren Zahl von Zellschichten als vielmehr auf einem größeren Durchmesser der einzelnen Zelle beruht. Auffallend ist dabei, daß die Rinde auf der Konvexseite bedeutend dicker ist als auf der Konkavseite, und zwar gilt das besonders von den beiden innersten Zelllagen, weniger von den äußeren Schichten.

c. Älterer, aufgerichteter Fruchtstiel.

Im oberen Teil ist die Aussteifung der mechanischen Elemente beendet, da sie keinen lebenden Inhalt mehr aufweisen. Die Gelenkzone an der Basis ist noch immer in der Ausbildung des Sklerenchymringes zurückgeblieben. Je nach dem Alter des Fruchtstieles findet man hier die Membranen lediglich an den Ecken verdickt, oder allseitig ausgesteift und zuletzt verholzt. Denselben Entwickelungsstufen begegnet man in der gleichen Reihenfolge, wenn man von der Basis des Gelenkes nach dem oberen Teile

fortschreitet, der allmählich schmäler wird. In beiden Fällen beobachtet man, daß die Aussteifung und Verholzung des Sklerenchymringes in zentripetaler Richtung erfolgt.

In dem zuletzt beschriebenen Stadium ist das Gelenk beträchtlich dicker als in jüngeren Phasen. Der Durchmesser jüngerer, abwärts gebogener Gelenke betrug durchschnittlich 0,62 mm, der älterer aufgerichteter Gelenke 0,82 mm. Die von der Blütezeit bis zur endgiltigen Aufrichtung erfolgende Anschwellung der Gelenkzone ist als eine Wachstumserscheinung aufzufassen, da sie nicht rückgängig gemacht wird. Aus der Tatsache, daß die Anschwellung gerade dann erstarkt, wenn das Gelenk in Tätigkeit versetzt wird, kann man einen Zusammenhang der beiden Erscheinungen vermuten, und zwar etwa derart, daß der Zentralzylinder, der bei peripherer Lage die Streckungs- und Biegungsfähigkeit des Gelenkes vermindern könnte, durch Anschwellung der Rindenschichten eine relativ zentrale Lage erhält. Näheres hierüber siehe im allgemeinen Teil. Noch bedeutender als die Dickenzunahme ist die Längsstreckung, die das Gelenk im Verlaufe seiner Tätigkeit erfährt; das ist ganz erklärlich, da ja die Bewegungserscheinungen des Blüten- und Fruchtstieles lediglich auf dem Längenwachstum des Gelenkes beruhen. Aus dieser Tatsache läßt sich ferner der Mechanismus der Krümmungsbewegung erschließen. Eine derartige Bewegung kann nämlich erfahrungsgemäß auf dreierlei Weise zustande kommen: 1. dadurch, daß die eine von zwei antagonistischen Seiten in die Länge wächst, die andere nicht, 2. dadurch, daß beide wachsen, die eine jedoch stärker als die andere, 3. dadurch, daß die eine Seite sich verkürzt, während die andere ihre ursprüngliche Länge beibehält oder sich streckt. Die beiden unter 1. und 3. genannten Fälle können hier nicht vorliegen, da das Gelenk in jeder Bewegungsphase allseitig an Länge zunimmt, wenn auch natürlich auf den verschiedenen Seiten in verschiedenem Grade. Um die Wachstumsverhältnisse des Gelenkes genauer festzustellen, wurden Messungen der Zelllängen auf

den beiden antagonistischen Seiten in verschiedenen Bewegungsphasen ausgeführt. Für diese Messungen eignet sich im vorliegenden Falle am besten die innerste Rindenschicht (Stärkescheide), da sie aus sehr kurzen Zellen besteht und ihre Querwände meist nahezu senkrecht zur Längsachse orientiert sind. Durch die Gelenke junger, abwärts gebogener Fruchtstiele wurden radiale Längsschnitte parallel der Krümmungsebene geführt und die Länge einer größeren Anzahl von Zellen der genannten Rindenschicht auf den beiden antagonistischen Seiten festgestellt. Hierbei ergab sich stets, daß die Zellen der Oberseite länger sind als die der Unterseite, und zwar ist die Differenz um so größer, je intensiver die Biegung ist. In dem am stärksten gekrümmten Gelenk war die durchschnittliche Zelllänge auf der konvexen Oberseite 0,038 mm, auf der konkaven Unterseite 0,016 mm. Entsprechende Messungen an älteren, aufgerichteten Gelenken ergaben das Resultat, daß die Zellen auf allen Seiten gleich lang sind, und zwar bedeutend länger als selbst die Zellen der konvexen Oberseite an abwärts gekrümmten Gelenken. Hieraus geht hervor, daß in der Tat beide antagonistischen Seiten in die Länge wachsen, aber die Unterseite in höherem Grade als die Oberseite.

Aus den gefundenen Mittelwerten läßt sich auch der ungefähre Wachstumsunterschied der beiden antagonistischen Seiten feststellen. In älteren, aufgerichteten Gelenken waren die Zellen der genannten Schicht auf allen Seiten durchschnittlich 0,057 mm lang. Der Betrag der Längsstreckung ergibt sich nun, wenn man von diesem Werte die oben genannten Zahlen abzieht; danach erhält man für die Oberseite 0,057—0,038 = 0,019 mm, für die Unterseite (die median nach vorn liegende Seite) 0,057 bis 0,016 = 0,041 mm. Auf der Unterseite haben sich also die Zellen der Stärkescheide um 0,041, auf der Oberseite um 0,019 mm, also etwa um die Hälfte weniger gestreckt. Bei der Epidermis und den äußeren Rindenschichten muß entsprechend ihrer peripheren Lage der Unterschied der Wachstumsintensitäten noch größer sein. Das Ergebnis

läßt sich demnach kurz dahin zusammenfassen, daß die konkave Unterseite um mehr als das Doppelte stärker in die Länge wächst als die konvexe Oberseite, wodurch die Aufwärtskrümmung des Gelenkes bezw. die Ausgleichung der Abwärtskrümmung herbeigeführt wird. Bei alledem ist von der Möglichkeit abgesehen worden, daß außer einer Längsstreckung bereits vorhandener Zellen auch Zellteilungen an den Wachstumsvorgängen beteiligt sein können. Danach könnten die Unterschiede der Wachstumsintensitäten vielleicht noch weit größer sein. Es wurden jedoch keinerlei Erscheinungen beobachtet, die für eine Neubildung von Zellen sprechen; vielmehr deuten Form und Lage der Zellen, sowie die Dicke der Membranen auch in jungen Gelenken viel eher darauf hin, daß sich alle Zellen im Dauergewebszustande befinden.[1]) Auch ist es einleuchtend, daß eine so beträchtliche Streckungsdifferenz, wie angegeben, allein schon genügen muß, um selbst eine so intensive Krümmungsbewegung (um nahezu 180°) zu bewerkstelligen.

Hinsichtlich der Frage, wie sich die doch relativ starren Holzteile der Gefäßbündel bei den Streckungs- und Biegungsvorgängen verhalten, läßt sich aus der anatomischen Struktur nichts gewisses aussagen. Wie erwähnt, erfährt die Rinde des Gelenkes im Verlaufe der karpotropischen Bewegungen eine auf Volumenvergrößerung der Rindenzellen beruhende Dickenzunahme, durch die bewirkt wird, daß der Zentralzylinder, der sich bei der Biegung im wesentlichen passiv verhält, einen im Verhältnis zur Rinde geringen Durchmesser besitzt, und darum die Wachstumskrümmung weniger behindert, als bei peripherer Lage. Es erscheint ferner bemerkenswert, daß im Xylem ausschließlich Ring- und Spiralgefäße beobachtet wurden, denen bekanntlich eine größere Dehnbarkeit zukommt, als den weit stärker ausgesteiften Tüpfelgefäßen.

[1]) Vergl. Sachs, in Arb. Botan. Inst. Würzburg, I. p. 207.

Malachium aquaticum.

Oxalis-Typus. Verhält sich im wesentlichen wie Holosteum umbellatum.

a. Blütenstiel, Blüte entfaltet.

Unter der Epidermis liegen 3—5 mehr oder weniger lockere Rindenschichten; der Zentralzylinder ist durch einen schmalen mechanischen Ring, bestehend aus Bastfasern und parenchymatischen Elementen, nach außen abgegrenzt; die Membranen der mechanischen Zellen sind noch dünn oder collenchymatisch ausgesteift. Die Gefäßbündel liegen entweder unmittelbar aneinander oder es schiebt sich zwischen je zwei Bündel ein schmaler parenchymatischer Markstrahl ein. Das an der Basis befindliche Gelenk hebt sich zur Blütezeit noch nicht deutlich vom Fruchtstiel ab. Vor und nach der Befruchtung erfährt der Blütenstiel eine beträchtliche Längsstreckung.

b. Fruchtstiel, bei der Fruchtreife.

Der obere Teil des Fruchtstiels hebt sich als apicale Anschwellung deutlich ab. Der Sklerenchymring ist hier, wie im mittleren Teile des Fruchtstiels verholzt; er besteht gewöhnlich nur aus zwei Schichten, an die sich außen noch verholzte Rindenzellen anlehnen. Auch die Markstrahlen, soweit vorhanden, und das Mark weisen hier und da sklerosierte Parenchymzellen auf. Alle diese verholzten Elemente sind nicht besonders stark verdickt; dies und die Tatsache, daß der Sklerenchymring auffallend schmal ist, läßt sich dahin zusammenfassen, daß die mechanische Ausbildung des Fruchtstiels außerordentlich schwach ist, eine Erscheinung, die sich vielleicht auf die hygrophytische Lebensweise der Pflanze zurückführen läßt.[1]) Das basal gelegene Krümmungsgelenk erscheint zur Fruchtreife stark angeschwollen; es ist ziemlich langgestreckt, meist in der Transversale etwas abgeflacht und geht allmählich in den dünneren Teil des Fruchtstiels über. Der Durchmesser

[1]) Vgl. Warming, Oekologische Pflanzengeographie. p. 133.

des Zentralzylinders ist im Verhältnis zum Durchmesser des ganzen Gelenkes sehr klein; das beruht einmal darauf, daß die Gefäßbündel hier enger beisammenstehen als in den oberen Teilen des Fruchtstiels, weit mehr aber darauf, daß die Rinde außerordentlich verstärkt ist. Die Zahl der Rindenschichten ist hier wenig größer (im Gelenk 5, im oberen Teil des Fruchtstiels 3), wohl aber besitzen die der inneren Schichten, einen größeren Umfang und sind in radialer Richtung langgestreckt. Die Elemente des Sklerenchymringes sind noch lebend, ihre Membranen an den Ecken mächtig verdickt und unverholzt. Collenchymzellen finden sich ferner in den Markstrahlen, im Mark und in der Rinde.

Das Verhältnis des Gesamtdurchmessers zum Durchmesser des Zentralzylinders innerhalb und oberhalb des Gelenkes ergibt sich aus folgenden Mittelwerten:

	Gesamtdurchmesser	Durchmesser des Zentralzylinders
Oberhalb des Gelenkes	0,46 mm	0,37 mm
Innerhalb des Gelenkes	1,01 mm	0,29 mm

Cerastium triviale.

Oxalis-Typus: Verhält sich wie Holosteum und Malachium; doch ist die Intensität der Krümmungen hier weit geringer.

a. Blütenstiel, aufgerichtet.

Die Epidermis ist mit starken Außen- und Innenwänden versehen und mit gegliederten Haaren ausgestattet. Die Rindenzellen bilden ein lockeres Gewebe von kugeligen, teilweise chlorophyllhaltigen Parenchymzellen. Der Sklerenchymring, der aus Bastfasern, gemischt mit Sklereiden, besteht, ist etwa vierschichtig. Im oberen Teile des Blütenstiels sind die mechanischen Zellen in völlig embryonalem

Zustande; im unteren Teile beginnen sie bereits ihre Membranen sklerenchymatisch auszusteifen und zeigen eine schwache Holzreaktion. Die Gefäßbündel liegen meist dicht beisammen bis zur seitlichen Berührung, sodaß das Mark und die Markstrahlen sehr eingeengt erscheinen. Das basal liegende Gelenk zeigt den Sklerenchymring in embryonaler Entwickelungsstufe; die Rinde ist hier nicht viel mächtiger, als in den übrigen Teilen des Blütenstiels.

b. Fruchtstiel, in der Aufwärtsbewegung begriffen.

In den oberen Teilen des Fruchtstieles sind die mechanischen Zellen fertig entwickelt, ihre Membranen stark verdickt und verholzt. Dasselbe gilt von den Markstrahlen und den äußersten Markschichten. Nach der Breite des Festigungsringes und der Membramdicke der mechanischen Zellen ist der Fruchtstiel hier weit fester ausgebildet als bei Malachium. Das Gelenk ist stärker angeschwollen als zur Blütezeit; es weist 5—6 Rindenschichten auf, die aus relativ großen Zellen bestehen. Die mechanischen Gewebe sind entweder ganz dünnwandig oder schwach an den Ecken verdickt. Die Zellen der Markstrahlen und der peripheren Markschichten zeigen gleichfalls eine collenchymatische Verdickungsweise. Der Zentralzylinder hat im Gelenk etwa denselben Durchmesser wie im oberen Teile des Fruchtstieles.

Silene inflata.

Aquilegia-Typus.[1]) Blüten überhängend, Früchte aufrecht.

a. Blütenstiel.

Die Außenwände der Epidermiszellen sind sehr kräftig. Die äußersten 2—3 Rindenlagen sind chlorophyllhaltig und von Interzellularen durchsetzt, die innersten 1—2 Rindenschichten stärkehaltig und ohne Interzellularen. Im unteren Teile ist die Mächtigkeit der Rinde viel geringer als an der Spitze. Die Peripherie des Zentralzylinders nimmt ein äußerst breiter, etwa 4—5-schichtiger Bastring

[1]) Von Hansgirg nicht angeführt.

ein. An diesen grenzen innen meist 6 Gefäßbündel, die sich oft seitlich unmittelbar berühren oder höchstens durch sehr schmale Markstrahlen von einander getrennt werden. Im obersten, überhängenden Teil des Blütenstieles sind die Bastfasern noch in collenchymatischem Entwickelungsstadium, während sie im unteren, aufrechten Teil sklerenchymatisch verdickt und verholzt sind. Die Ausbildung der Bastfasern erfolgt im allgemeinen zentripetal, d: h. es verholzen zuerst die äußersten, später die inneren Bastfasern; dann geht der Verholzungsprozeß auch auf das Markstrahlparenchym, soweit vorhanden, über und schließlich auch auf das Mark. Der unterste Teil des Blütenstiels zeigt eine Gelenkanschwellung, die durch eine nach der Basis hin zunehmende Mächtigkeit der Rinde ausgezeichnet ist. In demselben Maße wie sich die Rinde verstärkt, begegnet man immer tieferen Entwickelungsstadien des Sklerenchymringes; da, wo sie am mächtigsten entwickelt ist, sind die Bastfasern noch in embryonalem Zustande, ihre Membranen zartwandig oder an den Ecken verdickt.

b. Fruchtstiel, bei der Fruchtreife.

Die Bastfasern sind mit äußerst stark verdickten Membranen versehen und ohne lebenden Inhalt; dasselbe gilt von den Markstrahl- und Markzellen, sodaß die Gefäßbündel allseitig von mechanischem Gewebe umschlossen werden. Im unteren Teile des Fruchtstieles beobachtet man auch, daß die an den Sklerenchymring außen angrenzenden Rindenzellen sklerosiert sind. Auch das Gelenk zeigt eine starke mechanische Ausbildung; hier ist sogar die Zahl der sklerosierten Rindenzellen noch erheblich größer als im oberen Teil des Fruchtstieles. Der Sklereidenring ist hier nahezu ebenso breit, wie der innen anliegende Bastring. Es geht daraus hervor, daß das Gelenk nicht mehr als interkalare Wachstumszone tätig sein kann. Die Untersuchung von allerhand zwischenliegenden Stadien lehrt, daß die Außerfunktionsetzung des Gelenkes schon sehr früh, etwa im Beginn der Fruktifikation einsetzt. Schon hieraus, wie aus der ganzen Art der Blütenstiel-

bewegung, kann man schließen, daß das Gelenk am Zustandekommen der karpotropischen Bewegung entweder garnicht oder nur in untergeordnetem Maße beteiligt ist.

Silene nutans.

Aquilegia-Typus: Bewegungen wie bei Silene inflata, nur viel intensiver.

Der anatomische Bau entspricht in allen wesentlichen Punkten dem von Silene inflata. Auch hier werden die Gefäßbündel entweder durch schmale Markstrahlen voneinander getrennt oder sie grenzen unmittelbar aneinander. Im oberen, gebogenen Teil des Blütenstiels besteht der Bastring noch aus dünnwandigen, nicht verholzten Zellen; im unteren, aufrechten Teil beobachtet man die Verdickung und Verholzung der Membranen in deutlich zentripetaler Folge. Im Fruchtstiel sind zur Fruchtreife nicht nur die Bastfasern und Sklereiden des Festigungsringes verholzt, sondern auch die Zellen der Markstrahlen und des Markes, sowie die dem Bastring unmittelbar anliegenden Rindenzellen.

An der Basis des Fruchtstiels befindet sich eine Gelenkanschwellung, die durch mächtige Entfaltung der Rinde und collenchymatische Ausbildung des Bastringes ausgezeichnet ist.

Wie bei Silene inflata erscheint es auch hier zweifelhaft, ob das Gelenk zu der karpotropischen Bewegung in Beziehung steht; denn es handelt sich anscheinend ausschließlich um eine Ausgleichung der zur Blütezeit bestehenden apicalen Krümmung.

Silene dichotoma.

Veronica-Typus: Verhält sich in anatomischer Beziehung ähnlich den übrigen Silene-Arten. Der Blütenstiel ist außerordentlich kurz und zeigt von der Spitze bis zur Basis einen ziemlich gleichartigen Bau. Eine basale interkalare Wachstumszone ist nicht herausdifferenziert. Der Bastring ist sehr breit; innen liegen ihm die dicht beisammenstehenden, in der Regel durch schmale Mark-

strahlen gegeneinander abgegrenzten Gefäßbündel an. Die Aussteifung und Verholzung des Bastringes erfolgt im Zusammenhang mit der nach der Befruchtung eintretenden Abwärtskrümmung der Blütenstiele und schreitet zentripetal fort.

Chelidonium maius.

Primula-Typus. Die Blütenstiele bewegen sich vor Entfaltung der Blüte nach außen und nach erfolgter Befruchtung wieder nach innen.

a. Blütenstiel.

Die von der Spitze der Inflorescenzachse doldenartig ausstrahlenden Blütenstiele zeigen an der Basis eine schwache Anschwellung. Unter der Epidermis liegen etwa drei lockere, chlorophyllhaltige Rindenschichten; darauf folgt ein Sklerenchymring, dem innen die Gefäßbündel mit vorgelagerten Bastsicheln anliegen. Der Sklerenchymring und die Bastbündel sind dünnwandig oder höchstens collenchymähnlich an den Ecken verdickt und nicht oder nur schwach verholzt. Die Basis des Blütenstiels ist durch eine Verstärkung der Rinde ausgezeichnet.

b. Fruchtstiel.

Die Elemente des Sklerenchymringes sind verdickt und verholzt; es sind ausschließlich langgestreckte Sklereiden, die sich von typischen Bastfasern durch horizontale Insertion der Querwände unterscheiden. An den Sklerenchymring lehnen sich die den Gefäßbündeln vorgelagerten Bastsicheln an, die gleichfalls verholzt sind. Die basale Anschwellung tritt jetzt deutlicher hervor als zur Blütezeit; sie weist nicht eine so ausgeprägte Gelenkstruktur auf wie die basalen Wachstumszonen der Geraniaceen und Oxalidaceen, ist aber wie diese dadurch charakterisiert, daß die Zahl der Rindenschichten erheblich vermehrt ist und die mechanischen Gewebe auf einer jüngeren Entwickelungsstufe stehen geblieben sind. Die Bastfasern und

Sklereiden sind noch lebend, ihre Membranen nicht verholzt und collenchymähnlich an den Ecken verdickt. Auch die peripheren Rindenschichten zeigen namentlich im untersten Teile des Gelenkes eine starke collenchymatische Ausbildung; insbesondere sind hier die Tangentialwände mit kräftigen Verdickungsschichten versehen, sodaß ein typisches Plattencollenchym[1]) vorliegt. Es ist höchst wahrscheinlich, daß die beschriebene basale Gelenkzone zur Ausführung der karpotropischen, vielleicht auch der gamotropischen Blütenstielbewegung dient; denn schon die Art der Bewegung, die in einer gegenseitigen Entfernung bezw. Annäherung der gesamten Doldenstrahlen besteht, spricht dafür, daß dabei die Basalzone in erster Linie tätig sein muß.

Nicandra physaloides.

Fragaria-Typus. Der Blütenstiel ist aufrecht oder im oberen Teile schwach überhängend; der Fruchtstiel weist eine scharfe apicale Abwärtskrümmung auf.

a. Blütenstiel vor Entfaltung der Blüte.

Der Blütenstiel zeigt kurz vor der Entfaltung der Blüte folgenden Bau. Unter der Epidermis, die mit zwei- bis dreizelligen Haaren versehen ist, liegen etwa 7 Rindenschichten, von denen die beiden äußersten eine collenchymatische Beschaffenheit aufweisen. Die Gefäßbündel, die wie bei allen Solanaceen dem bicollateralen Typus angehören, liegen sehr dicht beisammen, sodaß die Markstrahlen nur 1—2, selten mehr, Zelllagen breit sind und das Mark einen sehr geringen Durchmesser aufweist. Die Zahl der Gefäßbündel beträgt gewöhnlich 10. Außerordentlich groß ist der Stärkegehalt des Blütenstieles. Stärkekörner finden sich sowohl in den äußeren wie in den inneren Rindenschichten, in den letzteren allerdings etwas spärlicher; den größten Gehalt an Stärke weisen die innersten, dem Gefäßbündelring unmittelbar anliegenden Rindenzellen auf, die eine kontinuierliche, scharf aus-

[1]) Haberlandt, Physiologische Pflanzenanatomie. p. 147.

geprägte Stärkescheide bilden. Den innersten Teil der Gefäßbündel bildet das mächtig entwickelte intraxyläre Phloem; es zeigt die charakteristische Keilform, die bei collateralen Gefäßbündeln dem Xylem zukommt. An der Spitze und zu beiden Seiten des intraxylären Phloems befinden sich kleine Bündel von englumigen Zellen, Anlagen von Bastfasern, die erst im Fruchtstiel ihre Wände verdicken. Das Xylem ist vom intraxylären Phloem nicht immer scharf abgegrenzt; es erscheint als ein schmaler Streifen von schwach verholzten Gefäßen; Libriformfasern und andere wesentlich mechanisch wirksame Elemente fehlen. Im ganzen zeigt das Xylem ein ziemlich jugendliches Entwickelungsstadium. Außen grenzt ein schmales Band von Kambiumzellen an (meist drei tangentiale Reihen), die ihrerseits von dem äußeren Phloem nicht scharf abgesetzt sind. Dieses letztere ist auffallend schwach entwickelt, zeigt eine sehr geringe Ausdehnung und gänzlichen Mangel an mechanischen Elementen.

Ein Unterschied zwischen oberem und basalem Teile des Blütenstiels inbezug auf die Entwickelung der Gewebe läßt sich nicht feststellen; vielmehr bietet der Blütenstiel in diesem Stadium von der Spitze bis zur Basis dasselbe Bild. Der anatomische Bau des gesamten Blütenstieles läßt sich kurz dahin charakterisieren, daß mechanische Elemente nicht ausgebildet sind, ja daß sie nicht einmal der Anlage nach vorhanden sind, wenn man von den am intraxylären Phloem befindlichen Bastfasern absieht, denen doch nur eine eng lokalisierte mechanische Aufgabe zukommen kann.[1])

b. Blütenstiel zur Blütezeit.

Der Stärkegehalt ist nicht merklich geringer als vor Entfaltung der Blüte. Das Bild des Gefäßbündelringes hat sich wesentlich verändert. Die Fascicularcambien haben sich mit Streifen von Interfascicularcambium zum geschlossenen Meristemring vereinigt. Je nach dem Alter

[1]) Vgl. Schwendener, das mechanische Prinzip. (1874). p. 134, 152

des Blütenstieles beobachtet man alle Phasen der Bildung des Interfascicularcambiums, der zentrifugal fortschreitenden tangentialen Teilungen des Kambiumringes und endlich der Verfestigung der ältesten Elemente des sekundären Holzkörpers. Hierbei läßt sich stets feststellen, daß die Bildung und Aussteifung der sekundären Holzelemente im unteren Teile des Blütenstieles viel weiter vorgeschritten ist als im oberen Teile. Hieraus ergibt sich, daß das obere Ende des Blütenstiels, die Fähigkeit zur Ausführung von Wachstumskrümmungen noch behält, wenn der untere Teil diese Fähigkeit schon eingebüßt hat.

Nach der Befruchtung zeigt sich eine immer stärkere Zunahme des sekundären Holzkörpers, ohne daß sich eine entsprechende Neubildung von Elementen des Phloems beobachten ließe. In gleichem Maße schreitet die Aussteifung und Verholzung der sekundären Holzelemente in zentrifugaler Richtung fort.

c. Fruchtstiel.

Der Holzkörper hat eine beträchtliche Dickenzunahme erfahren, und doch ist das Kambium offenbar immer noch tätig. Die Zellen des sekundären Holzkörpers sind mit stark verdickten und verholzten Membranen versehen; sie weisen im allgemeinen eine deutliche Anordnung in tangentialen und radialen Reihen auf. Die äußersten, jüngsten Elemente haben noch die typische tangential gestreckte Form der Kambiumzellen; die älteren, schon stärker verdickten Zellen zeigen einen polygonalen, meist sechseckigen Querschnitt; bei ihnen wird die Reihenordnung mehr und mehr verwischt. Der Holzkörper wird von zahlreichen, nur eine Zelllage breiten Markstrahlen durchzogen, deren Zellen schmal und in radialer Richtung gestreckt sind, lebenden Inhalt besitzen und sich entsprechend ihrer Funktion als radiale Stoffleiter durch dünne Tangentialwände auszeichnen; sie sind gleichfalls verholzt. Der sekundäre Holzkörper zeigt viel intensivere Holzreaktionen als die primären Xylemelemente. Das beruht auf Verschiedenheiten im anatomischen Bau. Während nämlich

die primären Holzteile aus Gefäßen und anderen Leitelementen bestehen, ist der sekundäre Holzkörper ausschließlich aus Libriformfasern, also mechanischen Elementen, zusammengesetzt, wenn man von den Markstrahlen absieht. Es ist ferner auffallend, daß, während der Holzkörper einen so großen Zuwachs erhalten hat, das Phloem nicht vermehrt worden ist.[1]) Der radiale Durchmesser des äußeren Phloems ist im Fruchtstiel nie größer als im Blütenstiel, was doch der Fall sein müßte, wenn das Kambium sekundäre Phloemelemente gebildet hätte; in der Regel ist der Durchmesser im Fruchtstiel sogar merklich kleiner als im Blütenstiel, eine Erscheinung, die sich zweifellos darauf zurückführen läßt, daß infolge der starken Dickenzunahme des Holzkörpers die außerhalb desselben liegenden Gewebe eine starke tangentiale Dehnung, also radiale Verkürzung, erfahren. Es ergibt sich demnach, daß das Kambium sich einseitig nach innen geteilt und dabei ausschließlich mechanische Gewebe hervorgebracht hat. Der sekundäre Holzring ist also hier als ein sekundärer intrakambialer Sklerenchymring aufzufassen, der als solcher dem primär angelegten Bastring anderer Fruchtstiele völlig analog ist.

Die mechanische Festigung beschränkt sich jedoch nicht allein auf die Ausbildung des Holzringes, vielmehr sind auch die parenchymatischen Gewebe innerhalb des Festigungsringes, sowie die am intraxylären Phloem gelegenen Bastfasern verholzt. Das intraxyläre Phloem ist demnach auf allen Seiten von mechanischem Gewebe umgeben. Auffallend ist demgegenüber die Tatsache, daß das äußere Phloem auf der Außenseite ohne jeden mechanischen Schutz ist. Das weist ebenso wie die geringe Mächtigkeit des äußeren Phloems darauf hin, daß es nur eine untergeordnete Bedeutung besitzt. Der Stärkegehalt ist im Fruchtstiel stark verringert.

Während der Durchmesser des Blütenstiels durchschnittlich 1,0 mm beträgt, beläuft sich der des Fruchtstiels

[1]) Vgl. H. Keller, Über den Einfluß von Belastung und Lage auf die Ausbildung des Gewebes in Fruchtstielen. Inang.-Diss. Kiel (1904) p. 7.

bis auf 1,2 mm. Der sekundäre Holzkörper umfaßt etwa 9 tangentiale Zellreihen. Eine so erhebliche Dickenzunahme des Holzkörpers muß natürlich auf die peripheren Gewebe in dem Sinne wirken, daß sie in tangentialer Richtung stark gedehnt und in radialer Richtung entsprechend verkürzt erscheinen. Das zeigt sich, wie erwähnt, im extraxylären Phloem und ebenso in den Rinden- und Epidermiszellen. Einer allzu starken Dehnung der peripheren Rinden- und Epidermiszellen wird durch Verdickung der Membranen entgegengewirkt. Hierbei zeigt es sich, daß ganz besonders die Tangentialwände, z. B. die Außen- und Innenwände der Epidermis, im Fruchtstiel viel stärker verdickt sind, als im Blütenstiel; das hängt offenbar damit zusammen, daß gerade die Tangentialwände eines wirksamen Schutzes gegen zu starke Dehnung bedürfen.

Den Einfluß der tangentialen Dehnung auf die Form der Epidermiszellen und die Dicke der Außen- und Innenwand habe ich durch zahlreiche Messungen festgestellt, von denen ich im Folgenden die Mittelwerte angebe.

	Blütenstiel.	Fruchtstiel.
Radial. Durchmesser der Epidermiszellen	0,035 mm	0,024 mm
Tangentialer Durchmesser der Epidermiszellen	0,018 mm	0,027 mm
Dicke der Außenwand inkl. Cuticula	0,002 mm	0,010 mm
Dicke der Innenwand	0,004 mm	0,010 mm

Die Epidermiszellen haben sich also in radialer Richtung um etwa ein Drittel verkürzt und entsprechend in tangentialer Richtung um ein Drittel verlängert. Durch die kräftige Wandverdickung ist das Lumen der Epidermis- und ebenso der Collenchymzellen stark eingeengt.

Triumfetta semitriloba.

Fragaria-Typus: Die Blütenstiele sind aufrecht, die Fruchtstiele nach unten gebogen. Hansgirg[1]) hat dieselbe Bewegungsform für andere Arten von Triumfetta (T. rhomboidea, tomentosa und glabra), festgestellt.

Der Blütenstiel ist weich und schlaff, der Fruchtstiel von besonders harter Konsistenz. Von großem Interesse ist die mechanische Ausbildung des Fruchtstiels. Zur Zeit der Fruchtreife zeigt er einen durch Teilungen des Cambiums entstandenen breiten Holzring, der hauptsächlich aus Libriformfasern, in geringerem Maße auch aus Leitelementen besteht. Das Phloem erhält keinen Zuwachs. Die Peripherie des Zentralzylinders wird von einem primären aus Bastfasern und Sklereiden bestehenden Sklerenchymring eingenommen. Zudem sind die peripheren Rindenschichten kräftig collenchymatisch ausgebildet und die Mark- und Markstrahlzellen stark verdickt und verholzt. In dieser außerordentlich starken mechanischen Ausbildung des Fruchtstiels sind demnach zwei Typen der Festigung kombiniert: der sekundäre intrakambiale Sklerenchymring und der primär angelegte periphere Bastring.

Cheiranthus Cheiri.

Veronica-Typus: jedoch akarpotropisch, d. h. die Blütenstiele entfernen sich zwar bei der Blütenentfaltung von der Spindel, aber sie verharren dann in dieser Lage, ohne eine entgegengesetzte karpotropische Bewegung auszuführen.

a. Blütenstiel.

Das Querschnittsbild erscheint quadratisch mit scharfen Ecken. Die äußeren, chlorophyllhaltigen Schichten bestehen aus kugeligen, durch mehr oder weniger große Interzellularen von einander getrennten Zellen; die zwei bis drei innersten Lagen sind aus polygonalen, tangential gestreckten, und stärkehaltigen Zellen zusammengesetzt. Der Zentralzylinder ist im Querschnitt ebenfalls quadratisch. Parenchymatische Markstrahlen fehlen hier gänzlich, viel-

[1]) Hansgirg, Pflanzenbiologische Untersuchungen. (1904) p. 71.

mehr sind die Xylemteile der Gefäßbündel durch Libriformstreifen miteinander verbunden. Die Elemente dieses für die Cruciferen charakteristischen interfascicularen Stereoms sind wie die in den Xylemen selbst liegenden Libriformfasern noch zartwandig und inhaltreich. Oft beobachtet man, daß dem interfascicularen Libriform kleine isolierte Leptombündel außen anliegen; auch finden sich in dasselbe eingebettet einzelne oder in kleinen Gruppen beisammenstehende tracheale Elemente. Demzufolge sind die Gefäßbündel nicht sehr scharf differenziert und ihre Grenzen da, wo sie dicht beisammen liegen, verwischt. Zwischen Xylem und Phloem befindet sich ein auffallend breiter Kambiumstreifen; schon hieraus geht hervor, daß das Kambium in lebhafter Tätigkeit ist.

b. Junger Fruchtstiel.

Die Fascicularkambien sind durch interfasciculare Meristemstreifen zu einem kontinuierlichen Kambiumringe ergänzt. Die Zahl der tangentialen Reihen des Kambiums ist beträchtlich größer als im Blütenstiel, auch sind die innersten Lagen des sekundären Holzkörpers bereits in Dauergewebe übergegangen und zum Teil schon verholzt. Dasselbe gilt teilweise von den primär angelegten Libriformfasern des Zentralzylinders.

c. Fruchtstiel zur Zeit der Fruchtreife.

Durch die Tätigkeit des Kambiums ist ein außerordentlich breiter sekundärer Holzring entstanden, während die Leptome keinen Zuwachs aufweisen; es liegen also auch hier einseitig nach innen erfolgende Teilungen des Kambiumringes vor. Die Elemente des sekundären Xylems sind bis nahe an den Außenrand verholzt; die äußersten Schichten zeigen noch eine scharf ausgeprägte Anordnung in tangentialen und radialen Reihen, bei den innersten ist jedoch die Reihenanordnung infolge nachträglicher Verschiebungen minder deutlich geworden. Der sekundäre Holzkörper besteht überwiegend, aber nicht ausschließlich, aus Libriformfasern. Es finden sich ganz vereinzelt Gefäße und

etwas häufiger Tracheiden; beide sind im Längsschnitt durch dünnere Wände und Hoftüpfel von den stark verdickten, mit einfachen, runden oder spaltenförmigen Tüpfeln versehenen Libriformfasern leicht zu unterscheiden. Auch im Querschnitt heben sich die Leitelemente von den mechanischen Elementen durch größeren Durchmesser und kreisförmige Umgrenzung deutlich ab. Markstrahlen wurden niemals beobachtet. Während die Ausbildung des sekundären Sklerenchymringes in zentrifugaler Richtung fortschreitet, verholzen die primären mechanischen Elemente im allgemeinen in zentripetaler Folge. Die Siebteile werden durch vorgelagerte Bündel von Bastfasern und Sklereiden geschützt. Nach alledem zeigt der Fruchtstiel eine sehr kräftige mechanische Ausbildung.

Wie bei Nicandra macht sich auch hier infolge der Dickenzunahme des Holzkörpers eine Dehnung der außerhalb desselben liegenden Gewebe bemerkbar. Die Außenwände der Epidermiszellen sind im Blütenstiel konvex nach außen vorgewölbt; in dem Grade, wie die tangentiale Spannung steigt, wird die konvexe Krümmung der Außenwände flacher, und schließlich in älteren Fruchtstielen erscheinen sie fast vollkommen eben; in gleichem Maße nimmt der tangentiale Durchmesser der Epidermiszellen zu. Ein wirksamer Schutz gegen zu starke Dehnung wird auch hier durch Verdickung der Tangentialwände erzielt. Die Außenwand der Epidermiszellen ist im Blütenstiel 0,005 mm bis 0,007 mm dick, in jungen Fruchtstielen etwa 0,008 mm, in älteren Fruchtstielen bis zu 0,013 mm.

Thlaspi arvense.

Veronica-Typus. Wie Cheiranthus und andere akarpotropisch.

a. Blütenstiel.

Der Blütenstiel ist in der Transversale etwas abgeflacht. Von den 7—8 Rindenschichten sind die peripheren 4—6 locker, die inneren, stärkehaltigen, ohne Interzellularen. In der Regel sind nur 2 Gefäßbündel vorhanden,

sodaß der größte Teil des Zentralzylinders von dem interfascicularen Libriform umgrenzt wird. Die beiden Gefäßbündel liegen einander nie diametral gegenüber, sondern ihre radialen Durchmesser bilden einen stumpfen Winkel miteinander, sodaß die beiden sie verbindenden Libriformbänder von sehr ungleicher Länge sind. Hierdurch erhält das Querschnittsbild ein äußerst charakteristisches Aussehen. Hier und da sind dem interfascicularen Libriform kleine Leptombündel vorgelagert. Schon während der Blütezeit beobachtet man die Bildung von Interfascicularkambium.

b. Fruchtstiel.

Die innerhalb wie außerhalb der Gefäßbündel gelegenen Libriformfasern, die zur Blütezeit noch ganz jugendlich erscheinen, sind verholzt, zudem ist durch Teilungen des Kambiums ein sekundärer Sklerenchymring entstanden, der den primären, aus Gefäßbündeln und interfascicularem Libriform bestehenden Holzring noch verstärkt. Doch ist die Bildung sekundärer Elemente hier erheblich geringer als bei Cheiranthus und beschränkt sich auf einige wenige tangentiale Reihen.

Die gamotropische Blütenstielbewegung beruht hier wie bei anderen Cruciferen offenbar vor allem auf ungleichseitigem Wachstum der basalen Zone, da sich der gesamte Blütenstiel und nicht nur der obere Teil desselben von der Spindel entfernt. Die Basalzone zeigt indes keine Gelenkstruktur, was offenbar damit zusammenhängt, daß die gamotropische Bewegung nur gering ist und zu einer Zeit erfolgt, in der der gesamte Blütenstiel noch wachstumsfähig ist.

Im wesentlichen ähnlich verhält sich Teesdalea nudicaulis; jedoch erfolgt die Aussteifung des Fruchtstieles lediglich durch Verholzung des interfascicularen Libriforms ohne sekundäre Holzbildung. Das Phloem ist auf allen Seiten von Stereom umgeben. Wie bei Thlaspi sind auch hier in der Regel nur zwei Gefäßbündel vorhanden, sodaß sich das interfasciculare Libriform in zwei großen Bogen von einem Gefäßbündel zum anderen erstreckt.

Epilobium angustifolium.

Aloe-Typus. Die anfangs aufgerichteten Knospenstiele führen eine intensive Abwärtskrümmung aus; später richten sie sich wieder auf, sodaß sie bei Entfaltung der Blüte wagerecht von der Achse abstehen oder etwas nach oben gerichtet sind. Die Fruchtstiele bilden mit der Achse einen spitzen Winkel. An diesen Krümmungen beteiligen sich nacheinander nahezu alle Querzonen des Blütenstieles. Eine ausführliche Beschreibung dieser Bewegungserscheinungen wurde von Prentiß[1]) und Noll[2]) geliefert.

a. Knospenstiel, abwärts gerichtet.

Die Epidermis besteht aus äußerst kleinen Zellen und ist mit einzelligen Haaren versehen. Die Rinde ist durchweg sehr mächtig; sie umfaßt 6—7 Zelllagen, von denen die äußerste aus Collenchym, die inneren aus typischen Parenchymzellen bestehen. Die bicollateral gebauten Gefäßbündel sind nicht scharf von einander gesondert, da die Markstrahlen sehr schmal sind oder überhaupt fehlen. Auf der Außenseite der Gefäßbündel liegen Gruppen von Bastfasern, die sich noch in embryonaler Entwickelungsstufe befinden.

b. Blütenstiel zur Blütezeit.

Der untere Teil des Blütenstiels zeigt einen beträchtlichen Zuwachs an sekundären Xylemelementen. Diese sind in deutlichen radialen Reihen angeordnet und erscheinen in nahezu kambialem Entwickelungszustande; die Membranen der ältesten Elemente sind nur an den Ecken verdickt, die der jüngeren gänzlich unverdickt. Im oberen Teil des Blütenstiels ist die Zahl der neugebildeten Xylemschichten merklich geringer, auch zeigen hier selbst die ältesten sekundären Elemente noch keine Membranverdickung. Es ergibt sich hieraus, daß der gesamte Blüten-

---

[1]) Prentiss, in Bull. Torr. Bot. Club. Vol. VII—IX (1880—82).
[2]) Noll, l. c. 191.

stiel in diesem Stadium noch wachstumsfähig ist, der obere Teil aber in höherem Grade als die Basis.

c. Fruchtstiel.

Die neugebildeten Xylemelemente sind allseitig verdickt und verholzt, die äußersten, jüngsten in geringerem Grade als die innersten. In allen untersuchten Fällen bestand der sekundäre Holzkörper ausschließlich aus Libriformfasern; tracheale Elemente und Markstrahlen scheinen demnach gänzlich zu fehlen; ferner wurde niemals die Bildung von sekundärem Phloem beobachtet. Somit stellt der sekundäre Holzkörper einen typischen intrakambialen Sklerenchymring dar. Die außerhalb des Verdickungsringes gelegenen Gewebe lassen Anzeichen einer tangentialen Dehnung erkennen, jedoch hier in weit geringerem Maße als bei Nicandra und Cheiranthus. Als weiterer Festigungsapparat kommen noch die am Außenrande des extraxylären Phloems gelegenen Bastfasern und Sklereiden in Betracht, die in diesem Stadium allseitig verdickt, aber nicht oder nur schwach verholzt sind.

Epilobium hirsutum.

Veronica-Typus: Die Blütenstiele entfernen sich während des Aufblühens von der Achse. Eine karpotropische Bewegung (Annäherung an die Spindel), wie sie sich bei anderen Vertretern des Veronica-Typus findet, fehlt hier.

In anatomischer Beziehung stimmt Epilobium hirsutum im wesentlichen mit Epilobium angustifolium überein. Die Rinde ist auf der ganzen Länge des Blütenstiels mächtig entwickelt (etwa 6—7 Schichten); die bicollateralen Gefäßbündel sind, da die Markstrahlen fehlen, nicht scharf gegeneinander abgegrenzt, und das Mark hat einen sehr geringen Durchmesser. Schon vor der Entfaltung der Blüte zeigt das Kambium lebhafte Teilungen. Später werden die sekundären Holzelemente in zentrifugaler Folge verdickt und verholzen, sodaß der Blütenstiel in der Lage, die er zur Blütezeit innehat, gleichsam fixiert wird. Im Fruchtstiel sind auch die jüngsten Xylemelemente fertig

ausgebildet, zugleich scheint das Kambium seine Tätigkeit eingestellt zu haben. Wie bei Epilobium angustifolium besteht der sekundäre Holzring lediglich aus Libriformfasern. Auch weist das Phloem keinen merklichen Zuwachs auf.

Circaea lutetiana.

Veronica-Typus: Die Blütenknospen stehen aufrecht; nach Entfaltung der Blüten sind die Blütenstiele wagerecht orientiert; nach der Befruchtung erfolgt eine mehr oder weniger intensive basale Abwärtsbiegung.

Der anatomische Bau erinnert an den der Epilobium-Arten. Die Zahl der Rindenschichten beläuft sich auf 6—8, von denen die äußersten 3—4 Lagen chlorophyllhaltig sind. Die Gefäßbündel sind dicht zusammengedrängt; daher erscheinen die Markstrahlen und das Mark sehr eingeengt. Die Aussteifung des Fruchtstiels erfolgt auch hier im wesentlichen durch Entwickelung eines sekundären Holzringes, der ausschließlich aus mechanischen Elementen besteht, ohne gleichzeitige Bildung von sekundärem Phloem. Da der sekundäre Xylemring sehr breit ist (6—7 tangentiale Reihen), so macht sich in der Rinde und Epidermis eine starke tangentiale Dehnung bemerkbar. Die Ausbildung des mechanischen Ringes tritt sehr spät, wahrscheinlich erst längere Zeit nach der Befruchtung ein.

Die basale Abwärtskrümmung beruht nicht auf der Tätigkeit einer besonders differenzierten interkalaren Wachstumszone, da sie schon in sehr frühen Entwickelungsstadien erfolgt.

Digitalis ambigua.

Aloe-Typus: Die Knospen sind aufwärts, die Blüten nach unten gerichtet; die Früchte liegen infolge Aufwärts- und Einwärtskrümmung der Fruchtstiele der Spindel an.

Der Blütenstiel zeigt namentlich im oberen Teil einen deutlich dorsiventralen Bau. Der Querschnitt ist stumpf dreieckig, und zwar ist die eine Ecke median nach vorn orientiert. Die Epidermiszellen sind radial gestreckt, mit kräftigen Außen- und Innenwänden versehen und mit

mehrzelligen Drüsenhaaren ausgestattet. Die Dicke der Rinde ist auf der Ober- und Unterseite annähernd gleich; die Zahl der Rindenlagen beträgt etwa 7—9; sie bestehen aus kugeligen Zellen, die zum Teil durch kleine Intercellularen von einander getrennt werden. Der Zentralzylinder ist wie der gesamte Blütenstiel im Querschnitt dreieckig. Er besteht aus einem kontinuierlichen Bastring und einem an diesen innen angrenzenden Gefäßbündelzylinder. In dem letzteren sind keine gesonderten Mestome und dementsprechend auch keine Markstrahlen herausdifferenziert, vielmehr besteht er aus einer Grundmasse von Libriformfasern, in die unregelmäßig verstreute Hadromelemente und Leptombündel eingebettet sind. Infolgedessen ist auch der Bastring vom Gefäßbündelzylinder nicht scharf abgegrenzt. In jungen Blütenstielen, vor und kurz nach Entfaltung der Blüte sind sämtliche mechanischen Elemente noch zartwandig und reich an lebendem Inhalt. In späteren Stadien treten collenchymatische Verdickungen der Bast- und Libriformfasermembranen auf, und zuletzt, in der Regel wohl nach der Befruchtung, beginnt die Verholzung. Hierbei zeigt sich ganz konstant, daß die Bastfasern der Oberseite früher verholzt sind als die der Unterseite, und zwar gilt das von dem oberen Teile des Blütenstieles in weit höherem Maße als vom basalen Teile. Oft sind die Bastfasern der Oberseite schon allseitig verdickt und ergeben Holzreaktionen, wenn die der Unterseite noch ganz dünnwandig und kaum an den Ecken ausgesteift sind. Da diese Erscheinung gerade in dem oberen, die karpotropische Krümmung ausführenden Teile des Blütenstieles beobachtet wird, so liegt es nahe, einen Zusammenhang dieser Erscheinung mit dem Krümmungsmechanismus zu vermuten. Man kann hier ganz so wie bei Aconitum die Ursache der Aufwärtskrümmung darin sehen, daß die Unterseite in höherem Grade streckungsfähig ist als die bereits mechanisch ausgesteifte Oberseite.

Die mechanische Ausbildung des Fruchtstiels ist außerordentlich kräftig; denn es sind nicht nur die Bast- und Libriformfasern verholzt, sondern auch die Markzellen und

die innersten, dem Bastring anliegenden Rindenzellen in Sklereiden umgewandelt. Im allgemeinen schreitet die Sklerosierung der Gewebe von außen nach innen fort, d. h. es verholzt zuerst der Bastring, später die Libriformfasern und zuletzt das Mark.

Daucus Carota.

Primula-Typus: Die Doldenstrahlen entfernen sich kurz vor Entfaltung der Blüte von der gemeinschaftlichen Achse derart, daß die peripheren Strahlen schließlich eine nahezu wagerechte Lage einnehmen. Nach der Befruchtung nähern sie sich wieder der Achse. Außerdem gibt Hansgirg[1]) noch eine postkarpotropische Bewegung an, die darin bestehen soll, daß die Doldenstrahlen sich bei der Samenreife wieder nach außen krümmen. Näheres über diese letzte Bewegung siehe unten.

a. Doldenstrahlen, zur Blütezeit.

Die äußersten, fast horizontal gerichteten Doldenstrahlen zeigen eine ausgeprägte Abplattung in der Transversale und sind mit mehr oder weniger deutlichen, schwach vorspringenden und abgestumpften Leisten versehen; die eine von diesen Rippen liegt in der Regel median nach hinten, eine zweite ist oft median nach vorn orientiert, während die übrigen regellos angeordnet sind und mitunter überhaupt fehlen. Die Außenwände der Epidermiszellen sind ziemlich dick und papillös vorgewölbt; ihre Cuticula ist mit kleinen, nach außen vorspringenden Leisten besetzt. Von den 5 Rindenschichten besteht die äußerste aus Collenchymzellen; an den Kanten des Doldenstrahls wird die Zahl der Collenchymlagen auf 3—4 erhöht; auch ist die Membranverdickung hier beträchtlich stärker. Die inneren Rindenschichten, die aus weit größeren und typisch parenchymatischen Zellen bestehen, werden von schizogenen Sekretgängen durchsetzt, die fast immer zwischen einem Gefäßbündel und einer durch Collenchym ausgesteiften

[1]) Hansgirg, Physiologische Untersuchungen. p. 100.

Leiste liegen. Der Chlorophyllapparat zeigt auf den beiden antagonistischen Seiten ein ganz verschiedenes Verhalten. Auf der Oberseite besteht er in der Regel aus 2—3 Bändern chlorophyllhaltiger Rindenzellen, während sich auf der Unterseite nur ein kurzer ein- bis zweischichtiger Streifen chlorophyllführender Zellen befindet; diese Erscheinung, die zweifellos auf die verschiedene Lichtlage der beiden Seiten zurückzuführen ist, verleiht dem Querschnittsbilde ein ganz charakteristisches Aussehen.[1]) Der Zentralzylinder besteht aus Gefäßbündeln und interfascicularem Libriform; dieses verbindet nicht nur die Gefäßbündel seitlich miteinander, sondern umzieht auch den Außenrand des Phloems und bildet sichelförmige Belege an den Xylemen. Im obersten Teile des Doldenstrahls sind sämtliche mechanischen Elemente noch in embryonaler Entwickelungsstufe; im unteren Teile dagegen sind die interfascicularen Libriformfasern sowie die Bastbelege der Phloeme und die Libriformsicheln der Xyleme bereits verholzt, aber bei weitem noch nicht fertig ausgebildet. Die inneren Doldenstrahlen zeigen nur geringe Abweichungen; bemerkenswert erscheint jedoch die Tatsache, daß sie, je weiter nach innen sie liegen, eine um so geringere transversale Abplattung aufweisen. Der Querschnitt der in der Mitte befindlichen Strahlen ist nahezu rundlich oder stumpf viereckig.

b. Doldenstrahl zur Fruchtzeit.

Die Doldenstrahlen stehen unter spitzem Winkel von der Achse ab. Ihre obere Hälfte ist in weitem Bogen nach innen gekrümmt. Sämtliche mechanischen Gewebe sind stark verdickt und verholzt; ebenso das Mark und einzelne Zellen der innersten Rindenschicht. Außer dem interfascicularen Libriform und den jedem Gefäßbündel außen und innen vorgelagerten Bastsicheln finden sich innerhalb der Gefäßbündel selbst und zwar an der Grenze von Xylem

[1]) Vgl. Ricome, Recherches expérimentales sur la symétrie des rameaux floraux in Ann. d. sc. nat. VIII, Bot. VII (1898). p. 314, 382.

und Phloem kräftig ausgebildete Libriformfasern, sodaß das Phloem auf allen Seiten von mechanischem Gewebe umgeben wird.

Da der Doldenstrahl in diesem Stadium eine so erhebliche mechanische Ausbildung aufweist, so kann die von Hansgirg angegebene postkarpotropische Bewegung keinesfalls eine Wachstumsbewegung sein. Sie ist wohl identisch mit der von Urban[1]) festgestellten hygrochastischen Krümmung der Doldenstrahlen, die als bloße Imbibitionsbewegung beliebig oft wiederholt und rückgängig gemacht werden kann und mit der Fruktifikation in keinem inneren Zusammenhang steht. Hansgirg[2]) hat übrigens später selbst darauf hingewiesen, daß die postkarpotropischen Bewegungen nicht zu den Wachstumsbewegungen gehören. Dagegen beruhen die gamo- und karpotropischen Krümmungen der Doldenstrahlen zweifellos auf ungleichem Wachstum der Ober- und Unterseite. Hierbei scheint die transversale Abplattung von Bedeutung zu sein und zwar insofern als dadurch die beiden antagonistischen Seiten auf Kosten der an der Krümmung minder beteiligten Flanken vergrößert werden. Damit stimmt gut überein, daß die inneren Doldenstrahlen eine geringere, die zentral gelegenen überhaupt keine Abplattung aufweisen; denn je weiter nach innen ein Doldenstrahl inseriert ist, um so schwächer ist seine gamo- und karpotropische Krümmung.

c. Blüten- und Fruchtstiel.

Die Blütenstiele führen dieselben Bewegungen aus wie die Doldenstrahlen[3]) und zwar gleichzeitig mit diesen, sodaß die Döldchen stets dasselbe Bild im kleinen zeigen, das die Dolde im großen darbietet. Dieser Tatsache entsprechen große Übereinstimmungen in Bau- und Entwickelung beider. Auch die Blütenstiele sind durch eine

---

[1]) Urban, in Abhandl. Bot. Ver. Brandenburg XXII 1880. p. S. 39, 40. Ascherson Hygrochasie und zwei neue Fälle dieser Erscheinung, Ber. deutsch. Bot. Ges. X, Hft. 2 1892, p. 94.

[2]) Hansgirg, Pflanzenbiologische Untersuchungen (1904). p. 47.

[3]) Hansgirg, l. c. p. 58.

transversaleAbplattung ausgezeichnet, die bei den peripheren Blütenstielen stärker hervortritt als bei den zentral gelegenen. Noch schärfer als im Doldenstrahl ist im Blütenstiel der Unterschied von Ober- und Unterseite in bezug auf die Ausdehnung des Chlorophyllapparates ausgeprägt. Auf der Oberseite bilden die chlorophyllhaltigen Rindenzellen ein bis zu 6 Zelllagen breites Band, das sich nahezu über den halben Umfang des Querschnittbildes erstreckt; auf der Unterseite dagegen befinden sich nur einige chlorophyllführende Zellen. Die mechanische Ausbildung der Blüten- und Fruchtstiele stimmt mit der der Doldenstrahlen in den einzelnen Bewegungsphasen im wesentlichen überein. Die Zahl der Gefäßbündel ist im Blütenstiel in der Regel auf zwei reduziert, sodaß das interfasciculare Libriform einen großen Raum einnimmt.

Torilis Anthriscus.

Primula-Typus: Die gamo- und karpotropischen Bewegungen der Doldenstrahlen und Blütenstiele entsprechen denen von Daucus Carota, sind aber wesentlich schwächer.

Die Doldenstrahlen sind mit 4—5 stark vorspringenden, durch Collenchym ausgesteiften Rippen versehen. An den Einbuchtungen zwischen je zwei Leisten liegen breite Bänder von chlorophyllhaltigen Zellen (etwa 3—4 Zelllagen). Unter jeder Rippe liegt ein Sekretgang und unter diesem wieder ein Gefäßbündel, sodaß die Zahl der Sekretgänge und Gefäßbündel der Anzahl der Rippen entspricht. An der Grenze von Phloem und Xylem befindet sich eine Lage von Libriformfasern, auch wird das gesamte Gefäßbündel von einer mechanischen Scheide umzogen. Die Gefäßbündel liegen entweder so dicht beisammen, daß sie sich seitlich berühren, oder sie werden durch schmale parenchymatische Markstrahlen von einander getrennt. Bei der Fruchtreife verholzen sämtliche mechanischen Elemente und zudem das Grundgewebe der Markstrahlen und des Markes. Die Erscheinung, daß der Doldenstrahl gar keine oder nur eine sehr geringe transversale Abplattung aufweist, und daß der Chlorophyllapparat auf allen Seiten nahezu

dieselbe Ausbildung zeigt, hängt vermutlich damit zusammen, daß die Bewegungen relativ schwach sind.

Ganz ähnlich ist der anatomische Bau des Blütenstiels, jedoch beträgt hier die Zahl der Rippen und dementsprechend die Anzahl der Sekretgänge und Gefäßbündel in der Regel nur drei.

Muscari comosum.

Aloe-Typus: Die Blütenstiele stehen bei Entfaltung der Blüte aufrecht von der Spindel ab; nach der Befruchtung nimmt die untere Hälfte eine wagerechte Lage ein, während der obere Teil einen weiten, nach oben offenen Bogen bildet. Zuletzt wird auch diese apicale Krümmung ausgeglichen, sodaß der gesamte Fruchtstiel wagerecht oder schwach nach unten geneigt ist.

a. Blütenstiel.

Die Rinde ist im Verhältnis zum Durchmesser des Zentralzylinders auffallend mächtig; sie umfaßt etwa 6 bis 7 Zelllagen. Innen grenzt ein ebenfalls sehr breiter Bastring an, der aus dünnwandigen, noch lebenden Elementen besteht; er umschließt ein parenchymatisches Grundgewebe mit wenigen (in der Regel nur drei) darin eingebetteten Gefäßbündeln, die selten dem Bastring unmittelbar anliegen. Da demnach die relativ starren Gefäßbündel eine ausgeprägt zentraleLage einnehmen und die noch streckungsfähigen Elemente (Rinde und Bastring) eine verhältnismäßig große Dicke aufweisen, so erscheint der Blütenstiel in hohem Grade zu Wachstumskrümmungen befähigt.

b. Fruchtstiel.

Der basale, wagerechte Teil des Fruchtstiels ist während der Abwärtskrümmung durch eine collenchymatische Ausbildung der Bastfasern ausgezeichnet, während der obere Teil noch eine ganz embryonale Beschaffenheit des Sklerenchymringes zeigt. Die Verholzung beginnt in der Regel

erst dann, wenn auch der obere Teil des Fruchtstiels senkrecht zur Spindel orientiert ist. Im allgemeinen zeigen dann die peripheren Bastfasern höhere Entwickelungszustände als die inneren; die Verholzung erfolgt demnach zentripetal. Zur Zeit der Fruchtreife ist der Bastring auch im oberen Teile fertig entwickelt. Neben typischen Bastfasern enthält er in gleichem Maße Sklereiden, die sich besonders am Innenrande des Ringes finden; sie haben mit den Bastfasern eine starke sklerenchymatische Wandverdickung und querspaltenförmige Tüpfel gemeinsam, unterscheiden sich von ihnen aber durch weiteres Lumen und senkrecht zur Längsachse orientierte Querwände. Eine scharfe Trennung läßt sich jedoch nicht immer durchführen, da allerhand Übergangsformen vorkommen.

Allium ursinum.

Primula-Typus: Die Blütenstiele entfernen sich während des Aufblühens von der Inflorescenzachse, um sich nach der Befruchtung wieder zusammenzuschließen.

Der Blütenstiel ist dreieckig oder schwach in der Transversale abgeplattet. Die Epidermiszellen sind außerordentlich kräftig und mit kleinen, nach außen vorspringenden Cuticularleisten versehen. Die Rinde ist im Verhältnis zum Durchmesser des Zentralzylinders sehr mächtig. Der letztere besteht aus meist 6 in ein zartwandiges Prosenchym[1]) eingebetteten Gefäßbündeln, die außen mit einigen wenigen, zur Blütezeit noch embryonal entwickelten Bastfasern versehen sind. Die mechanische Aussteifung des Fruchtstieles erfolgt auffallend spät, in der Regel erst bei der Fruchtreife. Die äußeren Gefäßbündel liegen dem Sklerenchymring auf der Außenseite an, während die inneren in mechanisches Gewebe eingebettet erscheinen. Die den Leptomen vorgelagerten Bastfasern sind nur schwach verdickt und spielen offenbar nur eine geringe Rolle.

---

[1]) Vergl. Haberlandt, Entwickelungsgeschichte des mechanischen Gewebesystems der Pflanzen. (1879.) p. 35.

Allgemeiner Teil.

A. Historische Übersicht.

Die gamo- und karpotropischen Blütenstielbewegungen sind durchweg Wachstumskrümmungen[1]) und können daher nur zustandekommen, solange die Blütenstiele oder wenigstens einzelne Teile derselben wachstumsfähig sind. Das hängt nun in erster Linie von der Entwickelungsstufe der mechanischen Gewebe ab; in dem Maße, wie die mechanischen Elemente ausgesteift werden, verringert sich die Streckungs- und Krümmungsfähigkeit eines Organs und sie erlischt in den hier untersuchten Fällen mit dem Eintreten der Verholzung. Der Mechanismus der paratonischen Krümmungsbewegungen ist im Laufe der Zeit sehr verschieden gedeutet worden. Knight[2]), der Entdecker des Geotropismus, war zugleich der erste, der die Erscheinungen der geotropischen Krümmungen zu erklären suchte. Die Abwärtsbewegungen hielt Knight für rein physikalische Phänomene, die auf der schlaffen und weichen Konsistenz der betreffenden Organe beruhen; bezüglich der geotropischen Aufrichtung ist Knight zu einer anderen Erklärung gezwungen; er vermutet, daß durch die Wirkung der Schwerkraft die Baustoffe sich auf der Unterseite ansammeln und dort ein lebhaftes Wachstum hervorrufen. Auch Hofmeister[3]) nimmt für die Abwärts- und Aufwärtskrümmungen einen verschiedenen Mechanismus an. Die Abwärtsbiegung von Keimwurzeln hält er wie Knight für einen passiven Vorgang, da die biegungsfähige Wurzelzone eine „weiche, breiartige Beschaffenheit" aufweise;

[1]) Abgesehen von den passiven Krümmungsvorgängen, die lediglich auf dem Gewicht der Blüte beruhen z. B. die Blütenstiele von Galanthus nach Vöchting l. c. p. 153.

[2]) Knight, in den Philos. Transact. T. I (1806). p. 99—108.

[3]) Hofmeister, Über die durch die Schwerkraft bestimmten Richtungen von Pflanzenteilen. Ber. d. Sächsisch. Gesellsch. Wissensch. XII. (1860), p. 175.

in anderen Fällen[1]), so bei den positiv geotropischen Krümmungen der Blütenstiele von Forsythia viridissima und der Inflorescenzachsen von Corydalis cava soll in der oberen Längshälfte eine Ansammlung organischer Substanz eintreten, die zu einem gesteigerten Längenwachstum der Oberseite führe. Bei der Erklärung der geotropischen Aufwärtskrümmungen geht Hofmeister von der zuerst von ihm festgestellten Tatsache aus, daß in wachsenden Stammorganen das Mark sich stärker verlängert als die peripheren Gewebe und infolgedessen in diesen eine Längsdehnung hervorruft, die zur Gewebespannung führt. Wenn nun die passiv gedehnten Schichten der Unterseite dehnbarer werden als die der Oberseite, so verlängern sie sich dementsprechend mehr und rufen so eine Aufwärtskrümmung hervor. Ähnlich sind die Anschauungen von Sachs[2]). Auch er erklärt die positiv geotropischen Krümmungen lediglich als Wirkung der Schwerkraft auf weiche und spannungslose Organe; unter anderem führt Sachs die überhängenden Blütenstiele von Borrago officinalis an, die durch das Gewicht der Blüte nach unten gebogen werden. Negativ geotropische Krümmungen hält Sachs im Anschluß an Hofmeister für eine Folge der Gewebespannung; nur weicht er von Hofmeister insofern ab, als er nicht nur eine Erhöhung der Dehnbarkeit der auf der Konvexseite liegenden Membranen annimmt, sondern auch ein stärkeres Flächenwachstum derselben. Den Wachstumsvorgang denkt sich Sachs im einzelnen so, daß die Zellhautmoleküle der Unterseite durch den Druck der auf ihr lastenden Wassersäule und die dadurch gesteigerte Imbibition auseinander getrieben werden, worauf eine Einlagerung neuer Substanzteilchen (Intussusception) erfolge. Gegen die von Sachs und Hofmeister vertretenen An-

[1]) Hofmeister, Allgemeine Morphologie der Gewächse, in Hofmeisters Handb. d. physiol. Bot. I, 2 (1868). p. 601.

[2]) Sachs, Handbuch der Experimentalphysiologie der Pflanzen in Hofmeisters Handb. d. physiol. Bot. IV. (1865). p. 93.

[3]) Sachs, l. c. p. 506.

schauungen wendet sich Frank[1]), der den Nachweis erbringt, daß die positiv und negativ geotropischen Krümmungen auf die gleiche Weise zustandekommen, nämlich durch ungleiches Wachstum zweier antagonistischer Flanken. Einerseits sei es unrichtig, die Abwärtsbiegungen als bloße physikalische Wirkungen der Schwerkraft anzusehen[2]), und andererseits sei die Gewebespannung am Zustandekommen der Aufwärtskrümmungen völlig unbeteiligt. In allen diesen Fällen werde eine Krümmung durch ungleichseitiges Längenwachstum jeder einzelnen Zelle hervorgerufen. Im wesentlichen ähnlich sind die Ansichten, die Sachs[3]) später entwickelt, nachdem er auf Grund eigener Untersuchungen von seinen früheren Anschauungen zurückgekommen ist. An die von Sachs[4]) ausgesprochene Vermutung, daß das Flächenwachstum der Membranen „durch die Imbibition und den Turgor vorbereitet wird, daß die dadurch hervorgerufenen Spannungen der Molekularkräfte es sind, welche die Einschiebung neuer fester Partikel ermöglichen", knüpft de Vries[5]) an, um den Mechanismus der Krümmungsbewegungen zu erklären; danach ist die primäre Ursache einer Wachstumskrümmung darin zu sehen, daß der Turgor auf der einen Seite stärker wird als auf der anderen. Gesteigerte Turgescenz ruft nun eine stärkere Dehnung der Membranen und infolgedessen ein erhöhtes Intussusceptionswachstum hervor. Damit ist dann die Krümmung fixiert und kann nicht mehr wie anfänglich durch Plasmolyse rückgängig gemacht werden. Wesentlich anders ist die von Wortmann[6]) aufgestellte Theorie. Wortmann bestätigt die von Cisielski und Kohl gemachte Beobachtung, daß sich auf der Konkavseite gekrümmter Organe eine

[1]) Frank, Beiträge zur Pflanzenphysiologie (1868).

[2]) Frank gibt das Vorhandensein einzelner Ausnahmefälle zu. (p. 63).

[3]) Sachs, Lehrbuch der Botanik, 4. Aufl. (1874), p. 815 und 825.

[4]) Sachs, l. c. p. 762.

[5]) De Vries, Sur les causes des mouvements auxotoniques des organes végétaux, in Arch. Néerland. scienc. exact. et natur. XV. Haarlem (1880). . p. 295.

[6]) Wortmann, Zur Kenntnis der Reizbewegungen, Bot. Ztg. (1887), Nr. 48—51.

starke Plasmaanhäufung finde, und stellt zudem noch fest, daß die Membranen der Konkavseite dicker sind als die der Konvexseite. Er führt daher die Krümmungserscheinungen darauf zurück, daß die Membranen der Konkavseite infolge der Plasmaansammlung ein stärkeres Dickenwachstum erfahren und dementsprechend weniger dehnbar werden als die der Konvexseite. Demnach seien Turgorverschiedenheiten nicht, wie de Vries annahm, die primäre Krümmungsursache; vielmehr müsse auch bei gleicher Turgorspannung der beiden Seiten die eine infolge geringerer Dehnbarkeit der Membranen im Wachstum zurückbleiben. Gegen die Wortmannsche Theorie wird von Elfving[1]) der Einwand geltend gemacht, daß eine stärkere Membranverdickung der Konkavseite nicht die Ursache, sondern eine Folge der Krümmung sei, da dieselbe Erscheinung auch bei gewaltsamer Biegung infolge der damit verbundenen Zerrungen und Zugwirkungen eintrete. Auch Noll[2]) weicht von Wortmann wesentlich ab. Er denkt sich den Krümmungsvorgang dadurch hervorgerufen, daß die Membranen der Konvexseite infolge einer vom Protoplasma ausgehenden Beinflussung dehnbarer gemacht werden als die der Konkavseite und sich infolgedessen stärker verlängern können. Der Intussusception schreibt Noll beim Zustandekommen der größeren Längsstreckung der Konvexseite nur eine sehr geringe Rolle zu. Als wesentlichen Beleg für seine Anschauung führt Noll die Beobachtung an, daß die Membranen der konvexen Seite nicht nur dünner sind als die der Konkavseite, sondern sogar dünner als sie selbst vor dem Zustandekommen der Krümmung waren; daraus wird nach Noll ersichtlich, daß die Membranen ohne erhebliche Substanzvermehrung, lediglich durch erhöhte Dehnung (plastisches Wachstum) eine Flächenvergrößerung erfahren haben. Von weit ge-

---

[1]) Elfving, Zur Kenntnis der Krümmungsbewegungen der Pflanzen 1888. (Zit. nach Justs Jahresbericht (1888) I, p. 93.)

[2]) Noll, Beitrag zur Kenntnis der physikalischen Vorgänge, welche den Reizkrümmungen zugrunde liegen, in Arb. bot. Inst. Würzburg III, Heft 4 (1888) p. 496 und Flora (1895), Ergänzungsband, p. 36—87.

ringerer Bedeutung ist Kohls[1]) Theorie der Wachstumskrümmungen. Kohl nimmt an, daß die Membranen der Konkavseite sich aktiv verkürzen und die der Konvexseite sich dementsprechend passiv verlängern. Die Verkürzung denkt sich Kohl dadurch hervorgerufen, daß der Turgor eine erhöhte Dehnung in der Querrichtung und dementsprechend eine Verkürzung in der Längsrichtung bewirkt. Diese Anschauung kann als endgültig widerlegt gelten. Dagegen besteht Nolls Krümmungstheorie auch heute noch in vollem Umfange, wenn auch nach Pfeffer[2]) außer dem plastischen Wachstum auch das Intussusceptionswachstum eine große Rolle spielt.

B. Die beobachteten Krümmungsbewegungen.

Wie auch immer der Krümmungsmechanismus im einzelnen beschaffen sein mag, in allen Fällen beruht eine Krümmung auf der ungleichen Länge zweier antagonistischer Seiten. Sie kann demnach auf dreierlei Weise zustandekommen: 1. indem die eine Seite sich verlängert, während die andere ihre Länge beibehält, 2. indem die eine sich verkürzt[3]), während die andere unverändert bleibt oder sich verlängert, 3. indem beide sich verlängern, jedoch in verschiedenem Maße. Bei den gamo- und karpotropischen Bewegungen der Blütenstiele ist der letztgenannte Fall der häufigste. Schon die Beobachtung mit bloßem Auge lehrt in solchem Falle, daß der Blütenstiel im Verlaufe der Krümmungsbewegungen an Länge zugenommen hat. Ein exakterer Nachweis wurde in den vorhergehenden Untersuchungen an den Bewegungsgelenken von Holosteum umbellatum geführt. Aus zahlreichen Messungen der Zellen der Ober- und Unterseite eines abwärts gekrümmten

[1]) Kohl, Mechanik der Reizkrümmungen. Marburg 1894. Zit. nach Justs Jahresbericht 1894 I, p. 232 und nach Noll, Flora 1895, Ergänzungsband, p. 36.

[2]) Vergl. Pfeffer, Pflanzenphysiologie, Bd. II. 2. Aufl. (1904), p. 374 und 668.

[3]) Vergl. Sachs, Lehrbuch der Botanik, 4. Aufl. (1874), p. 823 und 824.

Gelenkes ergab sich, daß die Zellen der Oberseite um ein beträchtliches länger sind, als die der Unterseite. Aus weiteren Messungen an älteren, wieder aufgerichteten Gelenken ging ferner hervor, daß die Zellen hier auf allen Seiten gleich lang sind und zwar länger als selbst die Zellen der Konvexseite im gekrümmten Zustande. Daraus ergibt sich unzweifelhaft, daß bei der Aufrichtung des zuvor abwärts gekrümmten Gelenkes beide Seiten sich verlängern, die Unterseite jedoch beträchtlich (etwa um das Doppelte) mehr als die Oberseite, wodurch die zuvor bestehenden Längenunterschiede wegfallen. Für den unter 2. genannten Fall wurde kein Beispiel beobachtet; dagegen scheint Fall 1. zuweilen verwirklicht zu sein; denn einmal wurde mitunter keine merkliche Verlängerung der Blütenstiele im Verlauf der Krümmungen beobachtet, und andererseits spricht dafür in einzelnen Fällen eine Eigentümlichkeit der anatomischen Struktur. Bei Aconitum variegatum und Lycoctonum, ferner bei Digitalis ambigua, etwas schwächer bei Delphinium Consolida und Lilium Martagon wurde nämlich festgestellt, daß an oder dicht unterhalb der Krümmungsstelle die Bastfasern der Konkavseite in der Entwickelung viel weiter vorgeschritten sind als die der Konvexseite. Auf der Konkavseite sind sie allseitig verdickt und meist verholzt, wenn sie auf der Unterseite noch ganz zartwandig oder höchstens schwach an den Ecken verdickt und nicht verholzt sind. Da nun im allgemeinen die Regel gilt, daß die Streckungsfähigkeit in dem Maße abnimmt, wie die Ausbildung der mechanischen Gewebe fortschreitet, so ergibt sich, daß in den genannten Fällen die Oberseite weniger streckungsfähig ist als die Unterseite, ja, daß sie, nach erfolgter Verholzung der Bastfasern ihr Längenwachstum völlig eingestellt hat, wenn die Unterseite noch wachstumsfähig ist. Die Krümmung scheint also hier darauf zu beruhen, daß die Unterseite noch in der Phase der Streckung begriffen ist, wenn die Oberseite bereits in die Periode des inneren Ausbaues eingetreten ist. Wie sich der Mechanismus nun im einzelnen verhält, ob eine Verlängerung der Konvexmembranen lediglich durch

elastische oder plastische Dehnung im Sinne Nolls oder auch durch Intussusception stattfindet, wurde nicht untersucht. Die dargelegte Beobachtung bietet jedoch ein gewisses Analogon zu den oben erwähnten Feststellungen von Wortmann[1]) und besonders von Noll[2]), nur mit dem Unterschiede, daß hier im wesentlichen nicht eine sekundäre, durch die Krümmung erst hervorgerufene Verdünnung der Konvexmembranen oder Verdickung der Konkavmembranen vorliegt, sondern daß die im normalen Entwickelungsgange eintretende Verdickung und Verholzung der Bastfasermembranen auf der Unterseite später erfolgt als auf der Oberseite und dadurch eine stärkere Verlängerung der Unterseite ermöglicht. Es ist freilich auffallend, daß die beschriebene Erscheinung trotz aller darauf verwendeten Aufmerksamkeit nur in so wenigen Fällen nachweisbar war und besonders, daß sie gerade in Blütenstielen mit starker Krümmungsbewegung (z. B. bei Papaver, Aquilegia u. a.) nicht beobachtet wurde. Allein es wurde bereits oben hervorgehoben, daß bei der überwiegenden Mehrzahl der Blütenstielbewegungen und so auch bei denen der letztgenannten Pflanzen beide antagonistischen Seiten eine Längsstreckung ausführen, freilich in verschiedenem Maße. In solchen Fällen müssen nun naturgemäß beide antagonistischen Seiten streckungsfähig sein und dementsprechend die gleiche embryonale Beschaffenheit des Sklerenchymringes aufweisen.

In bezug auf die Form der Krümmungen zeigt sich eine große Mannigfaltigkeit; jedoch läßt sich die Fülle dieser Erscheinungen zwangslos auf drei bezw. vier Haupttypen zurückführen. Als Einteilungsprinzip nehme ich hierbei die Lage der Bewegungszone, da der Habitus der Krümmungsbewegung wesentlich hiervon abhängt. Den bei weitem häufigsten Fall stellen die apicalen Krümmungen dar. Bei diesen werden die Bewegungen lediglich von dem oberen Teil des Blütenstiels ausgeführt, während der

---

[1]) Wortmann, l. c.
[2]) Noll, l. c.

untere Teil seine Lage nicht wesentlich verändert. Diesem verschiedenen Verhalten entspricht in vielen Fällen ein erheblicher Unterschied in der mechanischen Ausbildung. Der obere Teil weist dann eine embryonale Beschaffenheit des Sklerenchymringes auf, der untere besitzt oft schon allseitig verdickte und verholzte mechanische Gewebe, und die Biegungsstelle, die durch eine collenchymatische Ausbildung des Festigungsringes ausgezeichnet ist, stellt ein Übergangsstadium dar. Typische Beispiele für diese Bewegungsform finden sich namentlich unter den Vertretern des Aquilegia-Typus, bei denen nach der Befruchtung, und bei Arten der Gattung Papaver, bei denen vor der Entfaltung der Blüte eine Aufrichtung des zuvor abwärts gekrümmten Blütenstieles erfolgt. Oft zeigt sich hierbei ein enger Zusammenhang der Aufwärtskrümmung mit der acropetal fortschreitenden Ausbildung der mechanischen Gewebe. Besonders deutlich ist das bei Blütenstielen mit relativ langer Krümmungszone, z. B. bei Papaver Rhoeas. Die innerhalb und oberhalb der Biegungsstelle gelegenen Teile des Blütenstiels richten sich in acropetaler Folge auf, sodaß die Biegungsstelle successiv nach der Blüte zu verschoben wird, bis diese selbst vertikal steht. In gleichem Maße wie die Aufwärtskrümmung schreitet die Verholzung der Bastfasern nach oben fort, sodaß jede Blütenstielzone kurze Zeit nach ihrer Aufrichtung verholzt und somit in der neuen Lage endgültig fixiert ist. In anderen Fällen ist freilich der Zusammenhang zwischen Bewegungserscheinung und mechanischer Aussteifung nicht so auffallend; jedoch gilt durchweg die Regel, daß mit der Verholzung der mechanischen Gewebe die Krümmungsfähigkeit verloren geht.

Einen ganz anderen Anblick gewähren die nunmehr zu besprechenden basalen Bewegungen. Hier liegt die Krümmungszone an der Basis, während der obere Teil des Blütenstiels steif gerade bleibt und durch die Krümmungsbewegungen der Basalzone wie ein Uhrzeiger gedreht wird. Diese Bewegungsart ist demnach von der zuerst genannten hauptsächlich durch zwei Merkmale unterschieden: 1. durch

die basale Lage der Krümmungsstelle und 2. dadurch, daß die Krümmungszone im Verhältnis zur Länge des gesamten Blütenstiels außerordentlich kurz ist. Mit dem letzteren Punkte hängt zusammen, daß die Biegung, wenn sie ihren Höhepunkt erreicht hat, oft sehr schroff erscheint; sie gleicht dann nahezu einer durch gewaltsamen Eingriff hervorgerufenen Knickung, während die apicalen Biegungen stets einen relativ großen Krümmungsradius aufweisen. Die basalen Bewegungszonen sind, wie aus den speziellen Untersuchungen hervorgeht, meist Gelenke, d. h. interkalare Wachstumsstrecken. Sie müssen demnach stets eine embryonale Ausbildung des Sklerenchymringes aufweisen und zwar in den meisten Fällen auch dann noch, wenn der obere Teil des Blütenstiels bereits verholzt ist. Hier findet also eine Abweichung von der sonst allgemein gültigen Regel statt, daß der innere Ausbau der Stammorgane in streng akropetaler Richtung fortschreitet. Jedoch sind die mechanischen Elemente in älteren Gelenken nur selten gänzlich unverdickt; meist zeigen sie vielmehr eine collenchymähnliche Aussteifung an den Ecken; dasselbe gilt von den peripheren Rindenschichten und oft auch noch vom Mark und den Markstrahlen. Auf diese Weise erhält das Gelenk eine gewisse Festigkeit, ohne doch dabei seine Krümmungsfähigkeit einzubüßen. Ferner sind sämtliche untersuchten Gelenke durch eine große Mächtigkeit der Rinde ausgezeichnet, sodaß sie sich schon mit bloßem Auge gesehen als basale Anschwellung des Fruchtstiels deutlich abheben. Bei jungen Gelenken ist diese Erscheinung noch nicht sehr ausgeprägt, sie tritt vielmehr erst dann deutlich hervor, wenn die Gelenke in Tätigkeit versetzt werden. Da nun bei dieser allmählichen Anschwellung der Rinde offenbar keine Zellteilungen erfolgen, so beruht sie ausschließlich auf einer Volumenvergrößerung der vorhandenen Zellen, und da sie nicht wieder rückgängig gemacht wird, offenbar auf einem Flächenwachstum der Zellmembranen, nicht auf einer bloßen Turgordehnung. Damit hängt zusammen, daß die Rindenanschwellung älterer Gelenke oft sehr scharf hervor-

tritt, während die Zahl der Rindenschichten hier nur wenig größer ist als in den übrigen Teilen des Fruchtstiels. In solchen Fällen erkennt man schon ohne exakte Messung, daß die Rindenzellen, im Gelenk erheblich größer und dabei oft in radialer Richtung gestreckt sind.[1]) Die physiologische Bedeutung der Querschnittsvergrößerung interkalarer Wachstumszonen ist nach Schwendener[2]), Haberlandt[3]) und Westermaier[4]) darin zu sehen, daß sie ihre Biegungsfestigkeit erhöht. Wenn, wie in den vorliegenden Fällen, der Zentralzylinder seinen Durchmesser beibehält und nur die Rindenschichten eine Querschnittsvergrößerung des Gelenkes herbeiführen, so kommt dieser Einrichtung wahrscheinlich noch eine weitere Bedeutung zu. Da die Rindenschichten beim Zustandekommen einer Krümmung aktiv beteiligt sind,[5]) während die Gefäßbündel oder wenigstens die verholzten Elemente derselben sich beim Biegungsvorgang rein passiv verhalten, so wird ein Gelenk um so mehr zur Ausführung von Krümmungsbewegungen geeignet sein, je mächtiger die Rinde im Verhältnis zum Durchmesser des Gefäßbündelzylinders ist. Die starren, wenig biegsamen Holzteile der Gefäßbündel werden also die Krümmung um so weniger erschweren, je mehr sie nach der Mitte zu verschoben sind.[6]) Da es sich hierbei lediglich um das Verhältnis der Rindendicke zum Radius des Zentralzylinders handelt, so kann der angegebene Zweck nicht nur durch eine absolute Verengerung des Zentralzylinders erreicht werden, sondern auch durch eine Erhöhung der Rindendicke bei gleichbleibendem Durchmesser des Zentralzylinders; der Effekt ist beidemal nahezu

---

[1]) Vergl. Dennert, l. c. p. 170.

[2]) Schwendener, das mechan. Prinzip usw. (1874) p. 94.

[3]) Haberlandt, Physiologische Pflanzenanatomie. 3. Aufl. (1904), p. 168.

[4]) Westermaier, l. c. und in den Monatsberichten der Berliner Akademie (1882). p. 67.

[5]) Vergl. Barth: Die geotropischen Wachstumskrümmungen der Knoten. Inaug.-Diss. Leipzig (1894), p. 36.

[6]) Dieses Prinzip ist am deutlichsten bei den Variationsbewegungen vermittelnden Blattpolstern verwirklicht.

derselbe. In der überwiegenden Mehrzahl der Fälle ist allein die letztere Möglichkeit verwirklicht; bei einigen, z. B. bei Oxalis, scheint außerdem noch eine erhebliche Verengerung des Zentralzylinders konstant zu sein, sodaß hier eine Kombination der beiden angegebenen Einrichtungen vorliegt. Was hier lediglich von den basalen Wachstumszonen gesagt wurde, gilt auch von den apicalen Krümmungszonen von Arten der Gattungen Geranium, Erodium und Oxalis; wesentlich anders verhält es sich dagegen bei Aquilegia; denn zwar zeigt auch hier der unmittelbar an die Blüte angrenzende Teil des Blütenstieles eine auffallende Anschwellung der Rinde und dazu noch eine deutliche Verschmälerung des Zentralzylinders, aber gerade an der Biegungsstelle und sogar noch oberhalb derselben nehmen die Gefäßbündel schon eine mehr periphere Lage ein, sodaß hier ein Zusammenhang der gelenkartigen Anschwellung mit dem Mechanismus der Krümmungsbewegung zum mindesten hypothetisch erscheint. Im allgemeinen gilt die Regel, daß Krümmungszonen, gleichviel ob sie an der Spitze oder Basis des Blütenstiels liegen, besonders dann durch eine mächtige Entwickelung der Rinde ausgezeichnet sind, wenn sie relativ kurz und mithin die von ihnen ausgeführte Krümmung verhältnismäßig schroff ist. Man kann das vielleicht so deuten, daß in diesen Fällen die Gefäßbündel stärker gebogen werden und daß dazu eine größere Mächtigkeit des aktiven Rindengewebes erforderlich ist. Bemerkenswert erscheint ferner, daß an besonders stark gekrümmten Gelenken, z. B. bei Holosteum, die Rinde auf der Oberseite erheblich mächtiger ist als auf der Unterseite. Die Tatsache, daß interkalare Wachstumszonen schon äußerlich durch eine Anschwellung des Stammorgans markiert sind, hat dazu geführt, daß sie vielfach als „Polster" bezeichnet werden. Es dürfte indes zweckmäßig sein, die Ausdrücke „Gelenk" und „Polster" nicht als Synonyme zu gebrauchen, sondern nach Maßgabe der folgenden Charakteristika zwischen den beiden Begriffen scharf zu unterscheiden. Polster vermitteln periodische, durch Turgorschwankungen hervorgerufene Be-

wegungen (Variationsbewegungen); sie sind ferner durch eine weitgehende Konzentration der Gefäßbündel ausgezeichnet und finden sich an Blattorganen. Gelenke hingegen vermitteln einmalige, auf ungleichseitigem Wachstum beruhende Bewegungen (paratonische Wachstumskrümmungen); der Gefäßbündelzylinder ist hier nicht oder nur wenig verengt; ferner treten sie an Stammorganen auf. Die beiden zuletzt genannten Merkmale sind wohl nur accidentell; dafür berechtigt aber das an erster Stelle angeführte Hauptcharakteristikum der beiden Einrichtungen zu einer scharfen Unterscheidung derselben. Daran ist im Prinzip auch dann noch festzuhalten, wenn sich in der Natur allerhand Übergangsformen finden, z. B. wenn in einigen Fällen ein normalerweise Variationsbewegungen ausführendes Organ unter veränderten Bedingungen auch Wachstumskrümmungen vermitteln kann.[1]) Es scheint, daß auch einige Blütenstielgelenke je nach den Umständen sowohl zu Wachstums- wie Variationsbewegungen befähigt sind; denn wie Hansgirg[2]) feststellte, führen die Blütenstiele von Geranium-, Erodium-, Oxalis- u. a. Arten auch periodische Bewegungen aus, die den gamo- und karpotropischen Bewegungen „habituell fast gleichartig" sind. Ob es sich hier in der Tat um Variationsbewegungen handelt, ist noch näher zu untersuchen.[3]) Da die Tätigkeit der Gelenke nur für eine begrenzte Zeit in Anspruch genommen wird, so werden sie früher oder später außer Funktion gesetzt, in der Regel nach Entleerung der Samen. Das geschieht einmal dadurch, daß die bis dahin unverdickten oder collenchymähnlich ausgebildeten mechanischen Elemente verholzen, worin eine große Analogie mit den nach Beendigung der Krümmung verholzenden apicalen Biegungszonen hervortritt, und zudem oft noch dadurch, daß die Rinde im Gelenk wie in den übrigen Teilen des Frucht-

[1]) Vergl. Pfeffer, Pflanzenphys. II. 2. Aufl. p. 669 f.

[2]) Hansgirg, Physiol. usw. Untersuchungen p. 93.

[3]) Hansgirg, l. c. p. 68 bezeichnet sie als Wachstumsbewegungen, schreibt aber u. a. der „Variation des Wassergehaltes" einen großen Einfluß zu.

stiels schrumpft. Wenn die letztgenannte Erscheinung eintritt, ist das Gelenk weder äußerlich noch in der anatomischen Struktur von dem oberen Teil des Fruchtstiels verschieden.

Die beschriebenen Blütenstielgelenke verhalten sich nach alledem in bezug auf Bau und Entwickelung ganz so, wie die bekannten interkalaren Wachstumszonen, die sich an den Stengeln von Gramineen, Caryophyllaceen, Geraniaceen, Oxalidaceen, Labiaten u. a.[1]) finden; sie treten auch anscheinend ausschließlich an solchen Pflanzen auf, die mit derartigen Stammgelenken versehen sind. Es muß jedoch betont werden, daß in physiologischer Beziehung ein großer Unterschied zwischen den Stammgelenken und den Blütenstielgelenken besteht. Die Gelenke rein vegetativer Stammorgane vermitteln größtenteils eine gelegentliche geotropische Aufwärtskrümmung im Falle einer durch äußeren Eingriff veranlaßten Lageänderung der Pflanze; die Blütenstielgelenke hingegen können sowohl positiv wie negativ geotropisch reagieren und sich dementsprechend sowohl abwärts wie aufwärts krümmen; ferner wird ihre Krümmungstätigkeit normalerweise nicht durch äußere Einwirkungen ausgelöst sondern durch innere Ursachen, da ihre Bewegungen ganz so wie die beschriebenen apicalen Krümmungen im engsten Zusammenhange mit der Entwickelung des Fruchtknotens erfolgen. Es liegt nahe, hierbei an eine vom Fruchtknoten ausgehende Reizwirkung zu denken (vergl. Einleitung). Unter dieser Annahme wird auch die erwähnte Tatsache des geotropischen „Stimmungswechsels" einigermaßen verständlich.

Nicht alle basalen Bewegungen werden von einem deutlich ausgeprägten Gelenk vermittelt; sondern, wenn solche Bewegungen relativ schwach sind und in einer Periode erfolgen, in der der gesamte Blütenstiel noch ein jugendliches Entwickelungsstadium des mechanischen Ringes

[1]) Vergl. Kohl, Die paratonischen Wachstumskrümmungen der Gelenkpflanzen, Bot. Ztg. (1900) p. 1—28, Westermaier, Über gelenkartige Einrichtungen an Stammorganen. Mitteil. d. naturforschenden Gesellschaft in Freiburg, Schweiz, (1901,) p. 13—38. Barth, l. c.

aufweist, so ist die Basalzone von den übrigen Teilen des Blütenstiels in keiner Beziehung verschieden (Primula[1])- und Veronica-Typus).

Bei den bisher behandelten Formen der Blütenstielbewegungen, den apicalen und basalen, wird die Krümmung ausschließlich von einer bestimmten, mehr oder weniger langen Zone des Blütenstiels ausgeführt; es kommen jedoch auch Fälle vor, bei denen sämtliche Querzonen des Blütenstiels nacheinander am Zustandekommen einer Krümmungsbewegung aktiv beteiligt sind. Man kann diesen dritten Typus unter der Bezeichnung der totalen Krümmungsbewegungen den beiden anderen als partiellen Krümmungen gegenüberstellen. Beispiele hierfür bieten die gamo- und karpotropischen Bewegungen von Epilobium angustifolium und Muscari comosum; auffallend ist, daß bei beiden die Rinde im Verhältnis zum Durchmesser des Zentralzylinders ungewöhnlich mächtig erscheint, und zwar in der ganzen Länge des Blütenstiels. Diese Tatsache deutet wiederum auf den oben behandelten Zusammenhang von Rindendicke und Krümmungsfähigkeit hin. Es ist einleuchtend, daß der dritte Typus der Blütenstielkrümmungen mit je einem der beiden anderen durch allerhand Übergangsstufen verbunden sein kann, je nachdem mehr die apicalen oder die basalen Teile des Blütenstiels sich an der Krümmung beteiligen; daher ist eine ganz scharfe Trennung nicht immer durchführbar, ganz abgesehen davon, daß zuweilen individuelle Schwankungen bei Vertretern derselben Art auftreten. Ferner ist bemerkenswert, daß in einigen Fällen (bei Geranium, Erodium und Oxalis) eine Kombination einer apicalen und basalen Krümmung eintritt. In dem Maße, wie durch die Tätigkeit des basalen Gelenkes eine Abwärtsbiegung des Fruchtstieles vermittelt wird, krümmt sich meist eine kurze apicale Zone desselben aufwärts, sodaß die Frucht nach wie vor nach oben gerichtet ist; wenn sich später der Fruchtstiel wieder aufrichtet, so wird

[1]) Nur bei Chelidonium findet sich eine gelenkartige Struktur an der Basis des Blütenstiels.

die apicale Krümmung in der Regel wieder ausgeglichen. Wie oben nachgewiesen wurde, gleicht eine solche apicale Bewegungszone nach Bau, Entwickelung und Funktion vollständig dem basalen Gelenk, sodaß man sie geradezu als ein apicales Gelenk bezeichnen kann.

Aus dem Vorstehenden ergibt sich folgende Gruppierung der beobachteten Blütenstielbewegungen:

A. Einfache Krümmungen.

1. Apicale Krümmungen.
   a) Aufwärtskrümmungen: Geum rivale, Aconitum, Delphinium, Aquilegia, Digitalis, Silene inflata und nutans[1]), Lilium Martagon.
   b) Abwärtskrümmungen: Nicandra, Triumfetta.
   c) Abwärts- und Aufwärtskrümmungen nach einander: Papaver Rhoeas.
2. Basale Krümmungen.
   a) Mittelst Gelenk: Chelidonium, Holosteum, Malachium, Cerastium.
   b) Ohne Gelenk: Cheiranthus, Thlaspi, Daucus, Torilis, Epilobium hirsutum, Circaea, Allium.
3. Totale Krümmungen: Epilobium angustifolium, Muscari comosum.

B. Zusammengesetzte Krümmungen.

Zugleich apical und basal.

Geranium, Erodium, Oxalis.

Ein Vergleich dieser Gliederung mit den von Hansgirg aufgestellten Typen ergibt manche interessanten Einzelheiten[2]), auf die hier jedoch nicht näher eingegangen werden soll, um so mehr, da eine mehr ins Einzelne gehende Gruppierung bei der beschränkten Anzahl der hier untersuchten Pflanzen unzulässig erscheint. Jedenfalls gilt aber auch von dieser Einteilung wie von der Hansgirgs,

[1]) Das an der Basis befindliche Gelenk spielt hier anscheinend bei der karpotropischen Bewegung keine Rolle.

[2]) z. B. fallen die Vertreter des Oxalistypus Hansgirgs hier zum Teil unter A 2a, zum Teil unter B.

daß zuweilen, aber nicht immer, verwandte Pflanzen auch demselben Typus angehören.

C. Mechanische Aussteifung der Fruchtstiele.

Außer der Lage und Beschaffenheit der Krümmungszonen wurden in den vorliegenden Untersuchungen auch die im Verlaufe der Fruktifikation erfolgenden inneren Veränderungen der Blütenstiele ermittelt. Diese bestehen fast ausschließlich in der Weiterbildung der mechanischen Gewebe.[1]) Daß eine solche in der Tat stattfindet, ist schon äußerlich daran zu erkennen, daß der Fruchtstiel stets eine weit härtere Konsistenz und geringere Biegsamkeit besitzt als der meist weiche und schlaffe Blütenstiel.

Die Aussteifung der Fruchtstiele erfolgt stets durch Ausbildung eines kontinuierlichen Sklerenchymringes, woraus sich ihre große Biegungsfestigkeit erklärt. Dieser Vorgang kann sich auf zweierlei Weise abspielen:

1. durch Verholzung von mechanischem Gewebe, das der Anlage nach durchweg schon im Blütenstiel vorhanden war,
2. durch Teilungen des Kambiums[2]) und Verholzung der neugebildeten Elemente.

[1]) Besser, Beitr. zur Entw.-Gesch. und vergl. Anatomie von Blüten- und Fruchtstielen. Inaug.-Diss. Leipzig (1886). Dennert, Bot. Hefte. Forschungen aus dem botanischen Garten zu Marburg, Heft 2 (1887) p. 128—215. Ricome, Ann. des sciences naturelles VIII. Bot. VII (1898) p. 293—394. Pitard, Recherches sur l'anatomie comparée des pédicelles floraux et fructifères. These de Paris, Bordeaux 1899 (zit. nach Bot. Zentralbl. (1900) Bd. 84, p. 18.) Keller: Über den Einfluß von Belastung und Lage auf die Ausbildung des Gewebes in Fruchtstielen. Inaug.-Diss. der Universität Kiel. (1904.)

[2]) Nach Haberlandt, Entwickelungsgeschichte des mechanischen Gewebesystems der Pflanzen (1879) p. 62 ff., gehen auch die Bastfasern aus „Kambium" hervor; da ich aber hier unter Kambium lediglich den das sekundäre Dickenwachstum vermittelnden Meristemring verstehe, so ist die Unterscheidung von primärem (im Blütenstiel bereits vorgebildetem) und sekundärem (erst nachträglich aus dem „Kambium" hervorgegangenem) Sklerenchymring durchaus berechtigt. Vergl. auch Haberlandt, l. c. p. 3.

Man kann im ersten Falle von einem primären, im letzten Falle von einem sekundären (intrakambialen) Sklerenchymringe sprechen.

Der primäre Sklerenchymring umgibt die Gefäßbündel entweder nur auf der Außenseite oder er umschließt sie von allen Seiten, sodaß sie in eine Grundmasse von Sklerenchymfasern eingebettet sind (interfasciculares Libriform), und endlich findet sich auch der Fall, daß die Gefäßbündel teils in den Sklerenchymring eingebettet sind, teils ihm außen anliegen. In allen Fällen sind im Sklerenchymring Bastfasern vorhanden, daneben kommen aber auch häufig Sklereiden und allerhand Übergangsformen zwischen beiden vor. Bei dem Typus des gemischten Sklerenchymringes überwiegen sogar die Sklereiden, während die Bastfasern nur auf kleine, den Gefäßbündeln vorgelagerte Sklerenchymsicheln beschränkt sind. In vielen Fällen wurde beobachtet, daß die peripheren Elemente des primären Sklerenchymringes eher verholzen, als die inneren, sodaß also die Verholzung zentripetal fortschreitet. Sehr häufig scheint auch der Fall zu sein, daß zuerst die den Gefäßbündeln unmittelbar anliegenden Teile des Sklerenchymringes (bei gemischten Sklerenchymringen die Bastsicheln) verholzen und daß erst später durch Sklerosierung der interfascicularen Strecken der notwendige tangentiale Verband der „Gurtungen“ hergestellt wird.

Ganz anders verhält sich der sekundäre Sklerenchymring; er entsteht durch Teilungen eines kontinuierlichen Kambiumringes, die in der Regel schon während der Blütezeit einsetzen; die Verholzung der so gebildeten Elemente erfolgt aber auch hier erst im Verlaufe der Fruktifikation und zwar entsprechend ihrer Entstehungsweise stets in streng zentrifugaler Richtung. Daß man den so gebildeten sekundären Holzring dem primären Sklerenchymring analog setzen kann, ist dadurch wohl begründet, daß er entweder ausschließlich (Nicandra, Epilobium) oder doch bei weitem überwiegend aus Libriformfasern, also rein mechanischen Elementen besteht und daß in keinem Falle eine gleichzeitige Bildung von sekundären Phloem-

elementen beobachtet wurde[1]). Die Tätigkeit des Kambiums beschränkt sich also hier ausschließlich oder fast ausschließlich auf die Bildung mechanischer Gewebe. Das durch die Teilungen des Kambiums vermittelte Dickenwachstum hat eine tangentiale Spannung der peripheren Gewebe, also des Phloems, der Rinde und der Epidermis zur Folge, die sich in einer tangentialen Verlängerung und radialen Verkürzung der Zellen äußert. Bei Nicandra und schwächer in anderen Fällen wurde beobachtet, daß die Tangentialwände der Epidermis und der äußersten Rindenschichten erheblich verdickt werden, was offenbar als Schutz gegen die Folgen einer zu starken tangentialen Dehnung aufzufassen ist.

Außer den beiden genannten Haupttypen der mechanischen Aussteifung kommen noch allerhand Modifikationen und Kombinationen vor, wie sich aus der nachstehenden Übersicht ergibt:

A. Die Aussteifung erfolgt durch primäres Stereom.

1. Peripherer Sklerenchymring mit angelehnten Gefäßbündeln.
   a) Sklerenchymring ausschließlich oder vorwiegend aus Bastfasern bestehend.
      Geum rivale, Geranium, Oxalis, Silene[2]), Malachium aquaticum, Holosteum umbellatum, Cerastium triviale Muscari comosum[3]).
   b) Sklerenchymring außen von Bastfasern, innen von Sklereiden gebildet, innen angelehnt Gefäßbündel mit vorgelagerten Bastsicheln.
      Papaver Rhoeas, Lilium Martagon.
   c) Gemischter kontinuierlicher Sklerenchymring. Den Gefäßbündeln sind Bastsicheln vorgelagert; der

---

[1]) Vergl. Keller, l. c.

[2]) Bei den Caryophyllaceen finden sich neben typischen Bastfasern auch Sklereiden und Übergangsformen.

[3]) Muscari comosum stellt schon einen Übergang zum nächsten Typus dar.

tangentiale mechanische Verband wird durch Sklereiden hergestellt.

1. Gefäßbündel von Scheiden mechanischer Fasern rings umhüllt.
   Aquilegia, Delphinium[1]), Aconitum, Torilis.
2. Gefäßbündel ohne mechanische Scheiden.
   Chelidonium, Erodium moschatum[2]).

II. Sklerenchymring mit eingelagerten Gefäßbündeln.
   Daucus Carota, Teesdalea nudicaulis.

III. Gefäßbündel teils in den Sklerenchymring eingebettet, teils ihm außen anliegend.
   Allium ursinum.

B. Die Aussteifung erfolgt durch sekundäres Stereom.

Sklerenchymring sekundär durch Teilung des Kambiumringes entstanden, daher intrakambial.
Nicandra, Epilobium, Circaea.

C. Gemischte Typen.

1. Primäres interfasciculares Stereom und sekundärer Sklerenchymring.
   Cheiranthus, Thlaspi.
2. Sekundärer Sklerenchymring und primärer peripherer Bastring.
   Triumfetta semitriloba.
3. Primärer, kontinuierlicher Libriformring mit eingelagerten Hadromelementen und peripherer Bastring.
   Digitalis ambigua.

Diese Gruppierung bezieht sich natürlich nur auf die im Vorstehenden untersuchten Fruchtstiele; sie dürfte durch ausgedehntere Untersuchungen nicht nur bereichert, sondern vielleicht auch wesentlich modifiziert werden. Jeden-

---

[1]) Bei Delphinium werden die mechanischen Scheiden meist sehr schwach ausgebildet.

[2]) Bei Erodium moschatum finden sich auch in den interfascicularen Teilen des Sklerenchymringes vereinzelte Bastfasern.

falls gilt von dieser wie von anderen Gruppierungen, die sich nur auf ein einziges Gewebesystem stützen, daß darin die verwandtschaftlichen Beziehungen der Pflanzen überhaupt nicht oder nur in einzelnen Fällen zum Ausdruck kommen.

Im Zusammenhange mit der Aussteifung der mechanischen Gewebe erfolgt in allen daraufhin untersuchten Blütenstielen eine merkliche Reduktion des Stärkegehaltes. Hierin bestätigt sich die Theorie von Heine[1]), daß das in der Stärkescheide deponierte Reservematerial in erster Linie zum Ausbau der mechanischen Gewebe Verwendung findet. In der Regel umzieht die Stärkescheide den Zentralzylinder in Form eines kontinuierlichen Ringes; bei Aquilegia u. a. wurde ein sternförmiger oder welliger Verlauf beobachtet. Auffallend ist bei Aconitum variegatum und Lycoctonum und bei Delphinium Consolida die Tatsache, daß die Stärkescheide auf der Oberseite stets erheblich mächtiger ist als auf der Unterseite; ob hier ein Zusammenhang mit der in einer bestimmten Periode ungleichmäßigen Ausbildung der mechanischen Gewebe (S. 71) besteht oder ob diese Tatsache sich irgendwie auf Grund der Statolithentheorie erklären läßt, muß dahingestellt bleiben. In Gelenken zeigt sich stets ein größerer Stärkegehalt als in den übrigen Teilen des Fruchtstiels, wenn diese bereits „erstarrt" sind; das erklärt sich einmal daraus, daß die Stärke hier noch nicht zur Ausbildung der mechanischen Gewebe aufgebraucht ist, und andererseits deutet diese Tatsache im Sinne der Statolithentheorie auf eine geotropische Empfindlichkeit der Gelenke hin.

---

[1]) Heine, Landwirtschaftl. Versuchsstation, Band 35, (1888) pag. 161—193.

Lebenslauf.

Ich, Friedrich Pladeck, evangelischer Konfession, Sohn des verstorbenen Fabrikbesitzers Gustav Pladeck, bin am 8. Februar 1887 zu Goldberg in Schlesien geboren. Ich besuchte die städtische Knabenschule und die Schwabe-Priesmuth-Stiftung daselbst und später die Königliche Ritterakademie (Gymnasium Johanneum) zu Liegnitz, die ich Ostern 1905 mit dem Zeugnis der Reife verließ, um mich dem Studium der Naturwissenschaften zu widmen. Im Sommersemester 1905 und Wintersemester 1905/6 studierte ich an der Universität Breslau, im Sommersemester 1906 in Zürich, im Wintersemester 1906/7 in München und vom Sommersemester 1907 bis Sommersemester 1909 wieder in Breslau. Ich besuchte Vorlesungen, Praktika und Seminarübungen folgender Herren Professoren und Docenten: in Breslau: Abegg, Baumgartner, Ebbinghaus (†), Franz, Frech, Gürich, Herz, Hintze, Kühnemann, Kükenthal, Ladenburg, Lummer, Pax, Rosen, Sachs, Schaefer, Stern, Winkler; in Zürich: Heim, Lang, Schinz, Standfuß, in München: R. Hertwig, Lipps, Freiherr von Tubeuf.

Allen meinen verehrten Lehrern spreche ich hiermit für wissenschaftliche Anregung und Förderung meinen ergebensten Dank aus, ganz besonders Herrn Professor Dr. Pax, der mich zur Ausführung der vorliegenden Arbeit veranlaßt und durch wertvolle Ratschläge dabei unterstützt hat, sowie Herrn Professor Dr. Freiherrn von Tubeuf in München. Ferner danke ich den Assistenten am Breslauer botanischen Institut, Herrn Privatdocent Dr. H. Winkler und Herrn Apotheker Dr. A. Lingelsheim für vielfache Belehrungen und Hinweise. Auch bin ich Fräulein Dr. C. Rumbold, Docentin in Columbia (Missouri), für gütige Mitteilung einschlägiger Beobachtungen aus dem nordamerikanischen Florengebiet zu vielem Dank verpflichtet.